



TITLE:

産卵期アカウミガメの海洋における  
体温決定機構に関する研究(  
Dissertation\_全文)

AUTHOR(S):

佐藤, 克文

---

CITATION:

佐藤, 克文. 産卵期アカウミガメの海洋における体温決定機構に関する研究. 京都大学, 1995, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1995-05-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3102642>

RIGHT:

産卵期アカウミガメの  
海洋における体温決定機構に関する研究

佐藤克文

1995



A recorder equipped loggerhead turtle in 1994

2)

産卵期アカウミガメの  
海洋における体温決定機構に関する研究

佐藤克文

1995



# 目次

序章 .....	1
1) アカウミガメの生態を研究することの意義 .....	1
2) ウミガメ生態研究の背景 .....	4
3) 動物の体温を扱った研究 .....	5
4) 本研究の目的と内容構成 .....	7
第1章 産卵期アカウミガメの海洋における体温と水温の関係 .....	9
1-1) 海域実験の方法 .....	9
1-2) 海域データの解析結果 .....	15
1-3) 海域実験結果より考察される体温決定要因 .....	21
1-4) 産卵と産卵の間の摂餌の有無について .....	21
1-5) 第1章のまとめ .....	23
第2章 太陽放射エネルギーが体温に及ぼす影響の評価 .....	24
2-1) 過去の知見 .....	24
2-2) 太陽放射エネルギーが体温に及ぼす影響について .....	24
2-3) 深度記録から見た日光浴行動の有無について .....	29
2-4) 第2章のまとめ .....	32
第3章 アカウミガメの体温決定機構に関する室内実験と数値実験 .....	33
3-1) 導入 .....	33
3-2) 室内実験の目的と方法 .....	33
3-3) 室内実験の結果と考察 .....	35
3-4) 数値実験の目的と方法 .....	37
3-5) 数値実験結果 .....	40
3-6) アカウミガメの体温決定機構に関する考察 .....	47
3-7) 第3章のまとめ .....	54
第4章 水温や体温がアカウミガメの産卵間隔に及ぼす影響 .....	56
4-1) 過去の知見 .....	56
4-2) 結果 .....	58
4-3) 考察 .....	61
4-4) 第4章のまとめ .....	63
第5章 研究結果に対する考察 .....	64
5-1) 本研究の目的と結果 .....	64
5-2) 本研究の特色 .....	65
5-3) 残された課題と今後の研究方向 .....	67
謝辞 .....	69
文献 .....	71

## 序章

### 1) アカウミガメの生態を研究することの意義

ウミガメ類は2億年以上も前の恐竜の時代(中生代)から地球上に存在し、現在はオサガメ科(1属1種)とウミガメ科(4属6ないし7種)からなる爬虫類である。このうち、ウミガメ科Cheloniidaeに属するアカウミガメ(英名 loggerhead turtle, 学名 *Caretta caretta*)が、最も高緯度で産卵を行う。温帯・亜熱帯域に繁殖の中心をもつアカウミガメに、日本列島は北太平洋最大の産卵場を提供しており(内田 1994)、夏の産卵期になるとアカウミガメが日本の本州、四国、九州、あるいは南西諸島の屋久島、八重山群島の産卵場で産卵を行う(Nishimura 1967, Uchida and Nishiwaki 1982, Kamezaki 1987, Dodd 1988, Kamezaki 1991)。

ウミガメは日本人になじみ深い動物で、古くは小寺応齊の七嶋日記(1796)にウミガメに関する記述が見られる。文政七年(1824年)版の七嶋日記には、ウミガメのイラストに添えて「甲にタイマイの文有りて、から(唐?)よりわたりたる八卦としたれどもうすし。此の亀肉の味ひよし。はらわたにあぶら多し。鳥ともし火なし。かめと鯨のあぶらをとりにて、ともし火とす」との記述が見られる。広く一般に知られるものとしては浦島伝説などが挙げられる。人気が高い動物であるにもかかわらず、産卵上陸時以外の生活史については、未だ謎の部分が多い。夏の砂浜における調査期間中に、しばしば観光客より質問を受ける。「カメは何歳まで生きるのか?」「産卵を終えたカメはどこへ行くのか?」。これらの基本的生態に関してもまだ良くわかっていないため、質問には答えることは出来ない。解明すべき未知の部分が数多く残されているということが、アカウミガメの生態を研究する意義であり重要性である。

わかっていないことの一つとして、アカウミガメの生息頭数がある。1頭の雌が1産卵シーズンに複数回の産卵を行うので、産卵に来遊する雌の個体数を把握するためには、標識装着による個体識別が必要となる。日本全国の産卵場で標識装着を継続的行おうとするプロジェクトも進められてはいるが(第1回日本ウミガメ会議全体会議にて採択)、現時点ではまだ日本列島で産卵を行うアカウミガメ個体数を把握するにはいたっていない。しかし、以前産卵が行われた砂浜において、近年ほとんど産卵上陸が行われなく

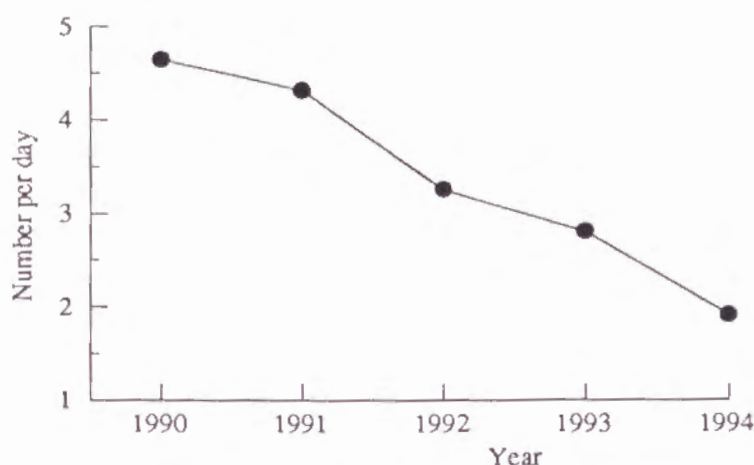


Fig. 0-1. Decline of estimated number of nesting loggerhead turtles during July on the Senri-coast in Wakayama Prefecture, Japan

なったという例は多く、個体数が減少している動物との認識は広まりつつある。

IUCN (国際自然保護連合) のレッドデータブック (1994) において、アカウミガメは「絶滅の恐れのある動物 (threatened)」の危急種 (vulnerable) に指定されている。また、国際条約や国際機関による保護対象ともなっている。本研究における主な調査地である和歌山県南部町千里浜においても、産卵のために来遊するアカウミガメ頭数を、毎年7月に標識装着を行うことによって調べたところ、5年間で明らかな減少傾向が見られ (Fig. 0-1)、減少しつつあるという国際的な認識を支持する結果となった。

アカウミガメの産卵数を減少させる要因としては、産卵場である砂浜の喪失や、産卵場付近を道路が通ることによる騒音や光害など、さまざまなものを取りざたされているが、主要因を特定するには至っていない。日本国内においては、一部の地域でアカウミガメを食用とする習慣もあるが、いわゆる水産業上の重要種ではないため、水産学の立場からの生態研究はあまりなされてこなかった。

近年、マグロ延縄・底曳き網・流し網等の漁具によるウミガメの混獲があることが報告されるようになってきた (Iwamoto et al. 1985, Nishimura and Nakahigashi 1990, 西村・中東 1992, 中島・中村 1994)。これまで和歌山県南部町千里浜において標識を装着した346頭についても、2.3%に相当する8頭が、定置網及び底曳き網によって混獲され、採捕連絡を受けている (Fig. 0-2)。日本で産卵を行うアカウミガメに対して、漁業による混獲の及ぼす影響を調べるためには、北太平洋においていつ・どこで・どの種が混獲され



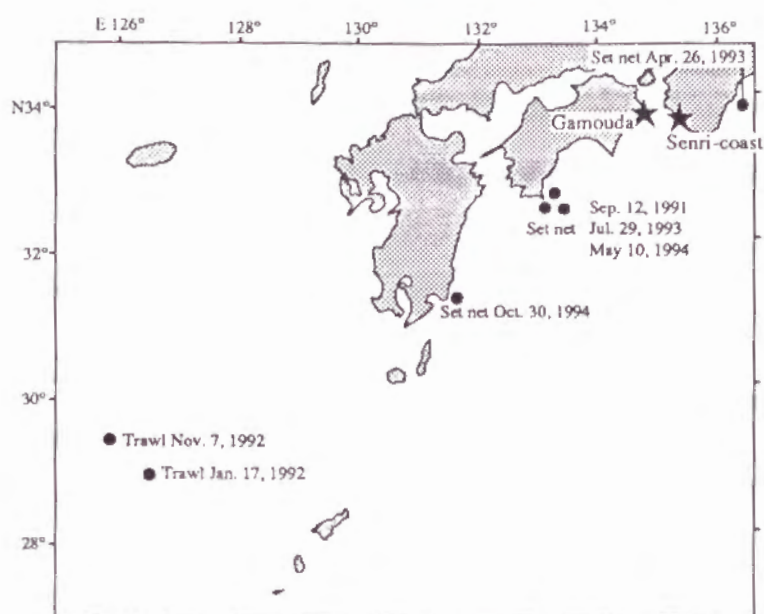


Fig. 0-2. Distribution of incidental capture of loggerhead turtles by fishing gears

るのかを把握することが重要である。特に大切なことは、混獲によってどれくらいの個体数が死亡し、その量はアカウミガメの生息数を脅かすのに十分なほど多いのか否かを判断することである。しかし、アカウミガメの生息頭数そのものの把握が難しく、定量的把握の試みもなされてはいるが(Nishimura and Nakahigashi 1990, Wetherall et al. 1993), 混獲の実態をつかむには至っていない。

アメリカ合衆国では、早くよりメキシコ湾におけるエビ底引き網漁業によるウミガメ類の混獲が報告され、その実態把握のための調査研究が進められてきた (National Research Council, 1990)。さらにそれを解消するための方策として、たとえば底引き網による混獲を防止する装置 TED (Turtle Excluder device) が開発され、現在連邦政府の法律によって、エビ底引き網漁業への TED の装着が義務づけられている。

希少動物として国際的にも認識されつつあるアカウミガメが、漁業によって混獲されることがわかってきた以上、日本の水産業に対しても、希少な海洋大型動物と共存可能な形への転換が、内外より迫られることであろう。海洋動物保護という面から見ても、アカウミガメの生態を解明することは必要で、中でも生活史のほとんどの時間を占めている海にいる間の生態研究は特に重要である。



## 2) ウミガメ生態研究の背景

ウミガメ類の生態研究は、詳細な観察が可能な産卵上陸時については、数多くの研究例がある。一方、海にいる間の生態研究は、陸上ほど進んでおらず、わかっていない部分が多く残されている。海洋にいる間のウミガメに対する生態研究の一例としては、たとえば標識調査が挙げられる。古くは、Carr (1967) による標識調査によって、南米大陸東岸を摂餌海域とするアオウミガメが、産卵のために南大西洋中央部の Ascension 島まで、片道 2000km 以上もの回遊を行うことが明らかとなった。日本では、1990 年に鹿児島で行われた第 1 回日本ウミガメ会議において、統一した標識を全国の産卵場で装着していくというプロジェクトが採択され、日本列島で産卵を行うアカウミガメについて、東シナ海で越冬を行っているらしいなどといった、回遊に関する知見が集積しつつある。

しかし、観察が可能な陸上における調査に対して、標識調査によって得られるのは、放流点と再捕点といった散発的な報告である。陸上の動物でなされているような詳細な生態研究に比べると、ウミガメの海洋における生態研究は、まだほとんど未着手であると言えよう。そのような状況を打破するための一手段として、近年の技術革新によるハイテクノロジーを用いた調査方法が、ウミガメの海洋生態研究にも応用されるようになってきた。

深度センサーや温度センサーを備えた超音波発信器を個体に取り付け、深度や温度の情報を超音波によって送信し、船上でその信号を受信することによって、ウミガメが海にいる間の深度や水温を連続的に得る、といったバイオテレメトリーが行われるようになってきた (Heath and McGinnis 1980, Standora et al. 1982, Yano and Tanaka 1991)。この手法には、行動や環境の情報と同時に、水平的な位置情報が得られるといった利点がある。しかし、船による追跡が必要なため、外洋に出て行くウミガメを長期間にわたって追跡することが非常に難しく、データの得られる期間が 2・3 日間程度に限定される欠点がある。

長期間にわたって連続記録を得る方法として、小型の自記式記録計をウミガメに装着する方法がある (Eckert et al. 1986, Eckert et al. 1989, Naito et al. 1990, Sakamoto et al. 1990a, Sakamoto et al. 1990b, Sakamoto et al. 1993, Sato et al. 1994)。この方法では、いったん装着した記録計を回収しなければ記録が得られないために、調査の成否は記録計の回収にか

かっている。回収に無事成功すれば、温度や深度といった記録を、細かい測定間隔で長期間にわたって得ることが出来る。本研究ではこの方法を用いて、海洋におけるウミガメ生態研究、特に産卵期のアカウミガメの体温決定機構について調べた。

### 3) 動物の体温を扱った研究

ウミガメ類は爬虫類に分類され、爬虫類は一般的には環境温度に等しい体温を持っているとされている。しかし、1970年代に入って、散発的な体温測定がなされ、ウミガメの体温が環境水温より高いということがわかってきた。MrosovskyとPritchard (1971) は、産卵場においてオサガメ *Dermochelys coriacea*・アオウミガメ *Chelonia mydas*・ヒメウミガメ *Lepidochelys olivacea*の産卵直後の卵の温度を測定し、それらが現場の海水温よりも高かったことから、ウミガメ類が環境よりも高い体温を持っているのではないかと示唆した。1972年にはFrair et al.によって、7.5℃の海水中から引き上げたオサガメが、18℃も高い体温を持っていたことも報告された。これらの報告によって、爬虫類であるにもかかわらず、ウミガメ類の体温は環境よりもいくらか高いようである、という新しい見方がなされるようになってきた。

1980年代に入ると上記の超音波を用いたバイオテレメトリーによって、水中にいる間のウミガメが、水温よりいくらか高い体温を持っていることが直接測定されるようになってきた (Heath and McGinnis 1980, Standora et al. 1982)。しかし、この方法による体温測定では、測定期間が1日以内に限られ、個体の活動範囲も、ラグーンといった半閉鎖性海域や沿岸域に限定されていた。ウミガメが自由に海を泳いでいる間に、どのような水温変動を経験し、その時の体温が何度くらいであったか、といった実態をとらえるためには、海洋で長期にわたって体温を連続測定する必要がある。実験個体を人間が追跡する必要がある、超音波を用いたバイオテレメトリーでは限界がある。

また、動物の体温の特徴としては、環境よりどれくらい高いかという点以外に、体温がどれくらい一定であるか、すなわちどれくらいの恒温性を有するかも重要である。恒温性をもたらす機構としては、動物の体において獲得する熱量と失う熱量とを釣り合わせて熱収支を零にする機構と、熱容量を大きくすることで、獲得したり失ったりする熱量当たりの体温変化率を小さく抑える機構とがある。

前者の機構については、以下に示す熱平衡の式 (Schmidt-Nielsen 1990) に基づいて熱収支を考えていく。

$$\text{蓄熱} = \text{代謝熱} + \text{太陽放射エネルギー} - \text{放熱}$$

動物の熱源としては、体内の代謝によって生み出される熱量と、体外から得られる太陽放射エネルギーが考えられる。一方、動物は暖かい体から環境中へ放熱している。陸上とは異なり水中にいる動物では、蒸発によって気化熱が奪われることはないので、上式には蒸発による放熱の項は含まれない。右辺の各項の収支が釣り合っている時、蓄熱は零となり体温は一定値を保つ。動物が代謝による産熱速度を変化させたり、体表面の血管を収縮させて血流を抑え、体内からの放熱を抑えたり、日光浴行動によって太陽放射エネルギーを吸収したりすることによって、熱収支のバランスをとり体温の恒常性を保つ、というのが生理的体温調節や行動的体温調節という言葉の意味するところである。

一方、単に体が大きく熱容量が大きいだけで恒温性が獲得出来る、とする説がある。Spotila et al. (1973) は、現世の爬虫類として一般的な発熱速度や熱伝導率をパラメーターに持つ数学モデルを用いて、巨大な爬虫類(恐竜)が、環境よりも高く一定な体温を持っていたであろう、という説を主張した。熱平衡の式の左辺が意味するのは、体に蓄えられる熱エネルギー (J) の値であり、これを体温 (°C) の上下として論ずるためには、動物の体の熱容量 (J/°C) を考慮する必要がある。同じ蓄熱量でも体が大きければ大きいほど、体温変化は小さくなる。さらに、体が大きくなるほど体積当たりの表面積は小さくなる。体内における発熱は体積に比例し、体から環境への放熱は表面積に比例してくるので、体が大きいほど発熱当たりの放熱量は小さくなり、体温を高く保つ際には有利になってくる。

以上述べてきたように、海洋動物の体温を研究する場合、海で自由に行動する動物から、体温を連続測定することによって、体温が環境温度よりどれくらい高く、またどの程度の恒温性を持っているかを調べる必要がある。体温の特徴を把握すると同時に、体温の決定機構についても考えていかなければならない。決定機構を調べるためには、熱平衡の式の右辺に挙げた各要因について検討していく必要がある。特に右辺第3項の放



熱を考える際は、個体の体の大きさを考慮した3次元的な熱伝導現象として考えなければならぬ。

#### 4) 本研究の目的と内容構成

本研究ではまず、海洋におけるアカウミガメの体温の特徴をとらえるために、体温を連続的に長期間測定することを試みた。そのために、温度を自動的に測定・記録出来る小型の記録計を用いた海域実験を行った。海域実験によって、産卵と産卵の間を海で過ごすアカウミガメから、海洋環境下での記録を得た。体温を左右する要因についても検討を加えるために、海域実験の際に個体が経験する水温、個体に降り注ぐ光の強さも記録計を用いて測定した。海域実験において記録を得た後は、経験する水温変動との対応の中で、アカウミガメの体温がいかんして決定されるかを明らかにするために、体の大きさ・熱拡散率・発熱速度をパラメータに持つ非平衡の熱伝導モデルによって、体温の決定機構を解明するための数値実験を行った。本論文では以下の過程にしたがって考察する。

第1章では、海域実験において記録を得る手法について記述する。得られた記録より、産卵期のアカウミガメの体温がどの程度水温より高く、どの程度の恒温性を持っていたかといった特徴を整理する。体温と同時に得られた水温・光の強さの記録、あるいは砂浜で測定した体重の記録などをもとに、アカウミガメの体温を左右すると思われる要因を選び出す。また、胃内温を連続的に記録することによって、摂餌をとらえることができるので、産卵と産卵の間の摂餌の有無についても考察する。

第2章では、爬虫類の体温に対して強い影響を及ぼすと言われている太陽放射エネルギーが、アカウミガメの体温に対して与える影響の大きさについて、海域実験で得られた体温記録と光の強さの記録より検討する。また、陸生の爬虫類や昆虫などで良く知られている、積極的に太陽放射エネルギー浴びようとする行動（日光浴行動）が、アカウミガメに見られるか否かを、連続深度記録より考察する。

第3章では、ウミガメの比熱・比重・体内の温度分布などの知見を得るために、室内実験を行う。それらの知見もとに、水温変動に対応した体温の決定機構を調べるために、アカウミガメの体を球体にたとえ、非平衡の熱伝導モデルを用いて数値実験を行う。



第4章では、水温や体温等の温度環境が、アカウミガメに与える影響の一例として、産卵間隔に及ぼす影響を調べ、アカウミガメにとって体温を水温よりも高く保つことの意味について考察する。

第1章 産卵期アカウミガメの海洋における体温と水温の関係

1-1) 海域実験の方法

産卵と産卵の間に自由に海を泳ぐアカウミガメより、胃内温や水温の記録を得るための海域実験を、1989年に徳島県阿南市蒲生田岬、1990年から1994年に和歌山県南部町千里浜で行った (Fig. 0-2). 千里浜は長さ1360mの砂浜で、一部をJR紀勢本線の線路が通っている以外は、人工構築物のほとんど無い自然海浜である。南部町の後藤 清氏と上村 修氏によって、1981年より行われている砂浜の産卵跡調査によって、毎年5月から8月にかけて100から350回のアカウミガメの産卵が行われることがわかっている (Fig. 1-1).

1990年から1994年にかけて千里浜で行った実験では、7月のほぼ一ヶ月間、毎日夕方7時より翌朝4時まで1時間間隔で、砂浜をパトロールした。夜間の砂浜パトロールによって、千里浜において毎年7月に産卵を行うアカウミガメ頭数を推定することが出来た。Table 1-1に示すとおり、26日から36日間の調査期間中に、延べ88頭から186頭の産卵が行われた。アカウミガメは1シーズンの産卵を複数回行うので、延べ産卵頭数と産卵に訪れた個体数とは一致しない。そこで番号の記載された標識 (プラスチック製と金属製の2種類) を、アカウミガメの前肢鱗板間に装着することによって、個

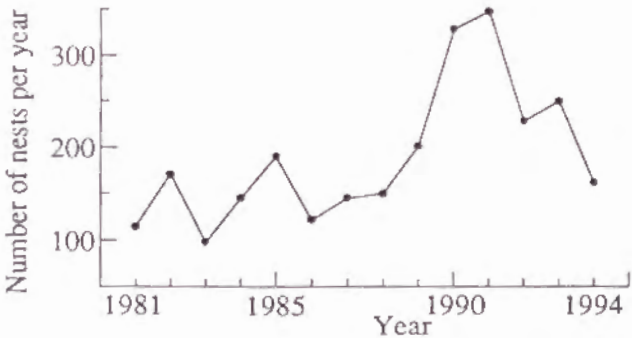


Fig. 1-1. Number of nests per year on the Senri-coast in Wakayama Prefecture, Japan

Table 1-1. Estimated number of nesting loggerhead turtles during July on the Senri-coast in Wakayama Prefecture, Japan

Year	Period of investigation (day)	No. of nests			No. of nesting females		Total nesting females	
		Identified	Unidentified	Total	Identified	Unidentified	no.	no./day
1990	33	57	129	186	47	106.4	153.4	4.6
1991	26	61	66	127	54	58.4	112.4	4.3
1992	28	98	10	108	83	8.5	91.5	3.3
1993	36	130	10	140	94	7.2	101.2	2.8
1994	34	84	4	88	62	3.0	65.0	1.9
example	A	B	C	D*	E	F**	G***	H****

\* D=B+C, \*\* F=CxE/B, \*\*\* G=E+F, \*\*\*\* H=G/A

体識別を行った。毎年の産卵のうち、特に1992年以降についてはほとんどすべての産卵に対して、標識をつけたり、すでについている標識の番号を確認したりすることで、個体識別を行うことが出来た。個体識別出来た延べ産卵頭数に対しては、標識番号よりその産卵が何頭の個体によってなされたかがわかる。たとえば1992年には、28日間の調査期間中に83頭の個体によって98回の産卵がなされた。1992年には、個体識別を行うことが出来なかった産卵が10回あった。この産卵がいったい何頭の個体によってなされたかを推定しなければならない。1頭から10頭の個体によって、この10回の産卵がなされた可能性がある。しかし、識別産卵個体については、83頭によって98回の産卵がなされたことがわかっているのです。この比(83/98)に基づいて、10回の非識別産卵回数は8.5頭(=10×83/98)によってなされたと考えるのが妥当であろう。Table 1-1には、このような方法によって推定した、各年の調査期間中に千里浜に産卵に訪れたアカウミガメ頭数が記されている。毎年7月の約1ヶ月間に65から153頭のアカウミガメが千里浜に産卵に訪れていたと推定された。調査日数で割った、1日当たりの産卵頭数は、5年間減少し続けていたことがわかった (Fig. 0-1)。

アカウミガメには1シーズンの産卵を同じ砂浜で複数回行うという習性がある。千里浜においては、これまでの標識調査によって、最高4回の同一年内の産卵が確認されている。千里浜における産卵と産卵の間隔は11日から29日、平均は17.0日(n=125, 標準偏差3.7日) 中央値は17.0日であった。6月15日から7月3日の間に産卵を行った個体が、再び同一年内に千里浜に産卵のため上陸する率を、1990年より1994年の5年間にわたって、標識装着より調べたところ68%であった。この習性を利用して、産卵を終えたアカウミガメに記録計を装着し、再び産卵のために上陸してくる個体より記録計を回収する方法で、産卵と産卵の間に海にいるアカウミガメの体温・水温・深度などの記録を

Table 1-2. Number of attachments from June 15 to July 3 and recoveries, and recovery rate

Year	No. of attachments	No. of recoveries	Recovery rate
1990	2	1	0.50
1991	4	4	1.00
1992	3	2	0.67
1993	12	7	0.58
1994	12	9	0.75
Total	33	23	0.70

Table 1-3. Performance of recorders

Recorder	Parameter Data type	Size (mm) diameter, length	Weight (g) in air, in water	Accuracy	Interval (min)	Memory
TTR	Temperature Analog	24, 93	175, 129	0.5 °C	-	-
MDS-T1	Temperature Digital	26, 165	93, 0	0.15 °C	10	8000
MDS-T2	Temperature Digital	18, 145	37, 3	0.15 °C	10	8000
MDS-T3	Temperature Digital	18, 115	28, 0	0.15 °C	1	32000
TDR	Depth Analog	49, 127	463, 233	4 m	-	-
MDS-D	Depth Digital	18, 120	28, 0	1 m	1	32000
MDS-L	Light Digital	18, 115	28, 0	arbitrary	1	32000

得ることを試みた。Table 1-2に示すように、1990年から1994年にかけて、33頭の個体に記録計を装着し、そのうちの23頭が千里浜に再上陸し、記録計を回収することが出来た。再上陸率は0.70であった。

アカウミガメには温度記録計・深度記録計・照度記録計を装着した (Table 1-3)。温度記録計は、1本は背甲上に装着して個体が経験する水温を記録し、もう1本は胃の中に挿入して体温を記録するのに用いた。1989年と1990年には、アナログ式の記録計を用いた。温度センサーと連動して動く記録針によって、一定速度で巻きとられる感圧紙上に温度が記録される。記録計を個体より回収した後、1分間隔の数値データに変換し解析に用いた。1991年にはアナログレコーダーとデジタルレコーダーを併用し、1992年以降はデジタルレコーダーを用いた。デジタルレコーダーは、センサー部にサーミスタを用いており、記録は10分ないし1分間隔でICメモリに記憶される。

深度計は1989年から1992年までは、アナログ式のものをを用い、1993年以降はデジタルレコーダーを用いた。照度計は、センサーにGaAsPフォトリランジスタを用いており、測定範囲300-680nmで光の強さに応じて0から256の値 (8bit) を記録するデジタルレコーダーである。深度計と照度計は背甲上へ装着した。照度計は背甲の最頂部と後端部の2箇所に着した。これら以外に、個体の位置情報を得るための人工衛星への電波発信器や、遊泳速度記録計なども併せて装着した個体もあるが、それらについては今回は報告しない。



背甲上への記録計の装着には、1989年から1992年まではビニールレザーシートを用いた。各種記録計をビニールレザーシートに取り付けた収納袋にいれて固定し、ビニールレザーシートを、4隅よりのばしたステンレス線を用いて、背甲の4隅にドリルで空けた穴に固定した。1993年と1994年はエポキシ樹脂製の台座を用いた。台座は、大きさ15.5x5.3x1.8cm<sup>3</sup>のソケット状で、側面にステンレス線を通す小穴を3つあけた。記録計をステンレス線によって台座に固定し、台座をエポキシ接着剤で背甲上に接着した。各記録計の重量は、水中ではほぼ零になるように設計されている。

体温として胃内温を測定するため、胃内へ温度記録計を挿入した。室内実験によって、胃内温を体温 (deep body temperature) と見なせることは確認してある (第3章Fig. 3-3参照)。胃内温を測定する温度記録計には20号の釣り糸を結び、釣り糸のもう一端を鼻孔より外に出して、ボタンを結びつけて固定した。死体を用いて測定した口から胃までの長さ、標準直甲長との関係にしたがって、個体毎に標準直甲長より糸の長さを調節し、温度記録計が胃に留まるようにした (Table 1-4)。

装着の手順は、まず産卵中に標準直甲長などの体長を測定し、次に後肢穴埋め中に前肢へ標識を装着した。穴埋めを終えてから、海に向かって歩き始めた直後に体重を測定した。体重は、漁網で作ったもっこの中に、個体を仰向けに入れ、直径15 cm前後の竹竿を用いて2人が個体を釣り下げ、釣り秤によって測定した。その後胃内温記録計の装着を行った。個体の下半身を砂浜に埋め、前肢を2人が抑えた。ツルハシの柄をはずしたものを個体に噛ませ、柄をはずした穴から直径2.6cmのビニールパイプを40 cmほど挿入した。糸のついた温度記録計をビニールパイプの中を通して胃の中に挿入した後、ビニールパイプは引き抜いた。糸の另一端を鼻孔より外に出し、甲長より求めた長さのところにボタンを付けた。最後に砂浜で台の上に個体をのせ、3人が4肢を抑える間に背甲上に各種記録計を装着した。そのまま接着剤が乾くまで約15分間待った後個体を放した。

Table 1-4. Correlation between straight carapace length and length of thread tied to a stomach temperature recorder with a button

Straight carapace length (cm)	70	75	80	81.5	85	90	95
Length of thread (cm)	51.5	55.2	58.9	60	62.6	66.3	69.9

Table 1-5. Summary of deployment of recorders on loggerhead turtles. Body weight in parentheses is estimated from standard straight carapace length.

Turtle no.	Standard carapace length (cm)	Body weight (kg)		Previous landing (Date and time)	Next landing (Date and time)	Length of interlanding period (day)	Obtained data***
8901	78.2	(68.9)		1989/7/7 2:01	1989/7/23 22:30	16.9	B** W**
8902	82.8	(79.4)		1989/7/8 3:55	no landing	-	no data
9001	76.0	(64.2)		1990/6/21 2:58	1990/7/8 21:05	17.8	no data
9002	84.3	(83.0)		1990/6/22 2:51	no landing	-	no data
9101	83.4	(80.8)		1991/6/25 23:40	1991/7/11 0:40	15.0	B* W L D
9102	79.7	(72.2)		1991/6/26 22:43	1991/7/12 22:45	16.0	B W L D
9103	86.4	(88.2)		1991/6/27 2:47	1991/7/12 21:30	15.8	B W L
9104	86.4	(88.2)		1991/6/28 1:53	1991/7/13 20:37	15.8	W L
9201	79.2	69.4	72.0	1992/7/1 23:52	1992/7/16 20:08	14.8	B** W L D
9202	85.9	84.0	87.3	1992/7/2 23:14	1992/7/19 21:15	16.9	W L** D
9203	83.8	77.0	no data	1992/7/3 3:22	no landing	-	no data
9301 -1	74.3	65.0	67.0	1993/6/16 23:15	1993/7/12 0:02	25.0	W* L* D*
9301 -2	74.3	67.0	68.0	1993/7/12 0:40	1993/7/15 21:53	3.9	L D
9302	86.7	92.0	no data	1993/6/18 2:36	no landing	-	no data
9303 -1	89.9	107.0	103.0	1993/6/19 0:40	1993/7/10 1:55	21.1	B* W* L* D*
9303 -2	89.9	103.0	no data	1993/7/10 4:49	no landing	-	no data
9304 -1	77.9	71.5	72.7	1993/6/19 4:15	1993/7/10 21:10	21.7	B* W* L* D*
9304 -2	77.9	72.7	no data	1993/7/10 21:59	no landing	-	no data
9305 -1	76.8	69.0	71.0	1993/6/20 0:20	1993/7/10 23:44	21.0	B W L D
9305 -2	76.8	71.0	67.0	1993/7/11 0:14	1993/7/12 22:27	1.9	B W L D
9306	80.8	79.5	no data	1993/6/20 2:37	no landing	-	no data
9307 -1	72.5	56.0	57.5	1993/6/21 0:29	1993/7/16 2:43	25.1	B* W* L*
9307 -2	72.5	57.5	no data	1993/7/16 ?	no landing	-	no data

個体を放流した後は、毎日夕方7時から翌朝5時まで1時間間隔で砂浜をパトロールした。記録計を装着した個体が再上陸した場合は、産卵を終えるのを待って記録計を回収した。産卵に失敗して帰海しそうな場合は、帰海直前に捕獲して記録計を回収した。再上陸の日が7月始めであった場合には、もう一度産卵を行うことが期待出来るので、何頭かについては再度記録計を装着した。記録計回収時にも体重測定を行った。

Table 1-5 に実験経過を示す。1989 年より 1994 年の 6 年間で、延べ 43 頭に各種記録計

Table 1-5. (cont.) Summary of deployment of recorders on loggerhead turtles. Body weight in parentheses is estimated from standard straight carapace length.

Turtle no.	Standard carapace length (cm)	Body weight (kg)		Previous landing (Date and time)	Next landing (Date and time)	Length of interlanding period (day)	Obtained data***
9308	78.8	74.0	no data	1993/6/21 1:12	no landing	-	no data
9309	81.8	75.0	no data	1993/6/21 5:14	no landing	-	no data
9310	82.3	83.0	no data	1993/6/22 2:25	no landing	-	no data
9311	78.2	70.0	69.5	1993/6/30 23:36	1993/7/18 22:40	18.0	no data
9312	80.6	68.9	64.3	1993/7/2 3:38	1993/7/19 21:40	17.8	no data
9401	84.0	92.5	97.0	1994/6/16 2:49	1994/7/2 1:22	15.9	B W D
9402 -1	86.8	94.0	no data	1994/6/17 4:30	1994/7/3 0:43	15.8	B W D
9402 -2	86.8	no data	96.0	1994/7/3 3:06	1994/7/16 3:10	13.0	B** W** D**
9403 -1	82.7	73.0	71.0	1994/6/18 1:24	1994/7/3 20:48	15.8	W D
9403 -2	82.7	71.0	no data	1994/7/3 23:20	1994/7/18 20:42	14.9	W D
9403 -3	82.7	no data	71.0	1994/7/18 21:59	1994/7/19 21:19	1.0	W D
9404	82.4	84.0	89.8	1994/6/18 2:26	1994/7/3 2:12	15.0	W
9405 -1	93.0	118.0	no data	1994/6/19 2:31	1994/7/4 0:13	14.9	B W D
9405 -2	93.0	no data	117.0	1994/7/4 2:45	1994/7/18 1:05	14.9	B** W** D**
9406	92.0	107.0	112.0	1994/6/22 1:18	1994/7/9 20:29	17.8	B W D
9407	79.5	73.8	no data	1994/6/28 1:29	no landing	-	no data
9408	79.0	64.3	63.0	1994/6/28 21:42	1994/7/11 21:48	13.0	B W* D*
9409	80.8	65.0	no data	1994/7/1 2:27	no landing	-	no data
9410	88.8	96.3	no data	1994/7/1 4:40	no landing	-	no data
9411	75.5	66.0	67.0	1994/7/2 1:23	1994/7/16 1:08	14.0	B D

\* Obtained data length was shorter than the interesting interval and longer than half.

\*\* Obtained data length was shorter than half of the interesting interval.

\*\*\* B:body temperature, W:water temperature, L:light intensity, D:depth.

を装着した。内訳は装着頭数34頭、追加装着は延べ9頭であった。装着個体の標準直甲長の範囲は72.5 - 93.0cm, 平均は82.0cm (n=34, 標準偏差5.3cm) であった。延べ29頭から記録計を回収することが出来た。回収率は0.67 (=29/43) であった。装着頭数34頭からの回収は23頭 (回収率23/34=0.68), 追加装着9回からの回収は6回 (回収率6/9=0.67) であった。

延べ16頭より、胃内温と水温記録を同時に得ることができた。上陸し、一連の産卵行



動を終えて、海に帰るまでの胃内温記録が3頭から得られた。経験した光の強さの記録は、1991年・1992年・1993年に13頭より得ることが出来た。このうち胃内温記録・水温記録と同時に得られている8頭分の記録を用いて、太陽放射エネルギーの体温に及ぼす影響について調べた(第2章)。アカウミガメの深度記録は21頭より得られた。このうちの8頭分を用いて、アカウミガメが積極的に日光浴を行っているかどうかを調べることに用いた(第2章)。

記録計装着の影響については、胃の中へ温度計を装着した個体も摂餌可能であることを、水族館の飼育個体によって確かめた。また、千里浜において記録計装着個体が再び産卵に戻ってきた率をTable 1-2に示す。1990年から1994年にかけて、6月15日の晩から7月3日の晩までに、33頭に記録計を装着し、そのうちの23頭が再上陸した。千里浜における記録計装着個体の再上陸率は0.70であった。同じ期間に、千里浜で産卵を行った個体で、記録計を装着しなかった個体の再上陸率は0.68(=45/66)であった。記録計を装着することによって、アカウミガメの再上陸率が下がるようなことは無かった。記録計装着個体の産卵間隔は、平均17.1日( $n=26$ , 標準偏差3.2日, 範囲13.0-25.1日)であった。これは、千里浜における全産卵個体の値(平均17.0日,  $n=125$ , 標準偏差3.7日)とほぼおなじ産卵間隔である。記録計装着が、再上陸率や産卵間隔に影響を及ぼすようなことは無かったと考えられる。

## 1-2) 海域データの解析結果

Fig. 1-2は1993年に記録を得たある個体No.9305-1の産卵と産卵の間21日間の体温・水温・深度・照度の時系列図である。天候や昼夜にかかわらず、期間を通して体温が水温より高く保たれていた。水温はさまざまな時間スケールの合わさった変動を示した。この個体は最深58m, 最長90分間の潜水を行っていた。照度記録は時刻や天候によって変動し、背甲の上部で記録したものの方が、下部で記録したものよりも高かった。数時間以上の長い時間スケールの水温変動に対して、体温は追隨して変動したが、追隨には数時間の遅れ時間が見られた。遅れ時間を求めるために、体温記録を前にずらしながら、ずらし時間毎に体温と水温のSpearmanの順位相関係数を求めた(Fig. 1-3)。1991年に記録を得たNo.9101では、体温記録を水温に対して、170分前方にずらしたときの相



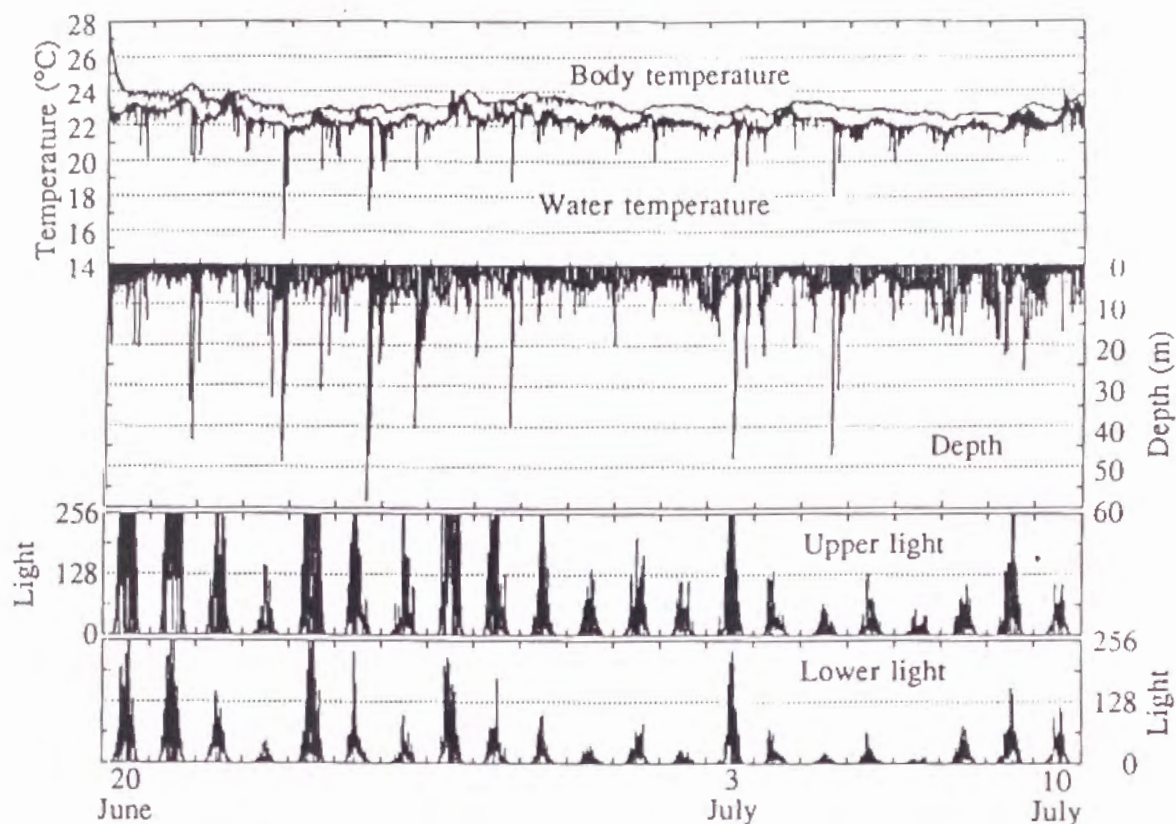


Fig. 1-2. Body temperature, water temperature, depth, upper light intensity and lower light intensity for a loggerhead turtle, No. 9305-1, throughout her interesting period in 1993

関が最も高くなった。よってこの個体の遅れ時間は170分となる。1989年に記録を得た個体No.8901では230分, 1991年の3個体No.9101では170分, No.9102では160分, No.9103では240ないし250分と, 各個体の遅れ時間は2・3時間であった。

1日以内の細かい様子を見るためにNo.9305-1の7月3日の記録をFig. 1-4に拡大して示す。アカウミガメは, 時々潜水行動あるいは浮上行動を行っていた。そのような鉛直移動によって, 水温は90分以内の短い時間スケールで, 最大3℃ほど変動したが, 体温

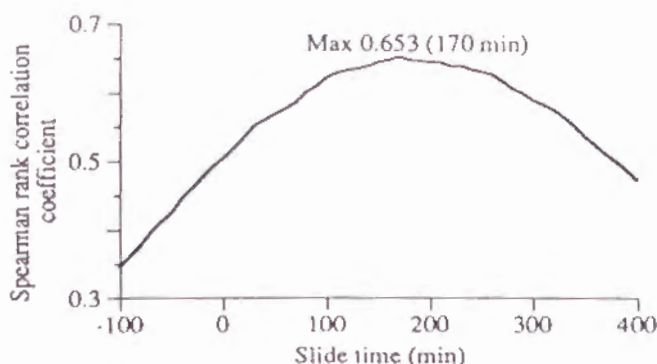


Fig. 1-3. Spearman rank correlation coefficient between stomach temperature and water temperature of No. 9101. Positive slide time indicates that the time series data of stomach temperature is slid forward. Maximum Spearman rank correlation coefficient, 0.653, calculated at 170 min slide time

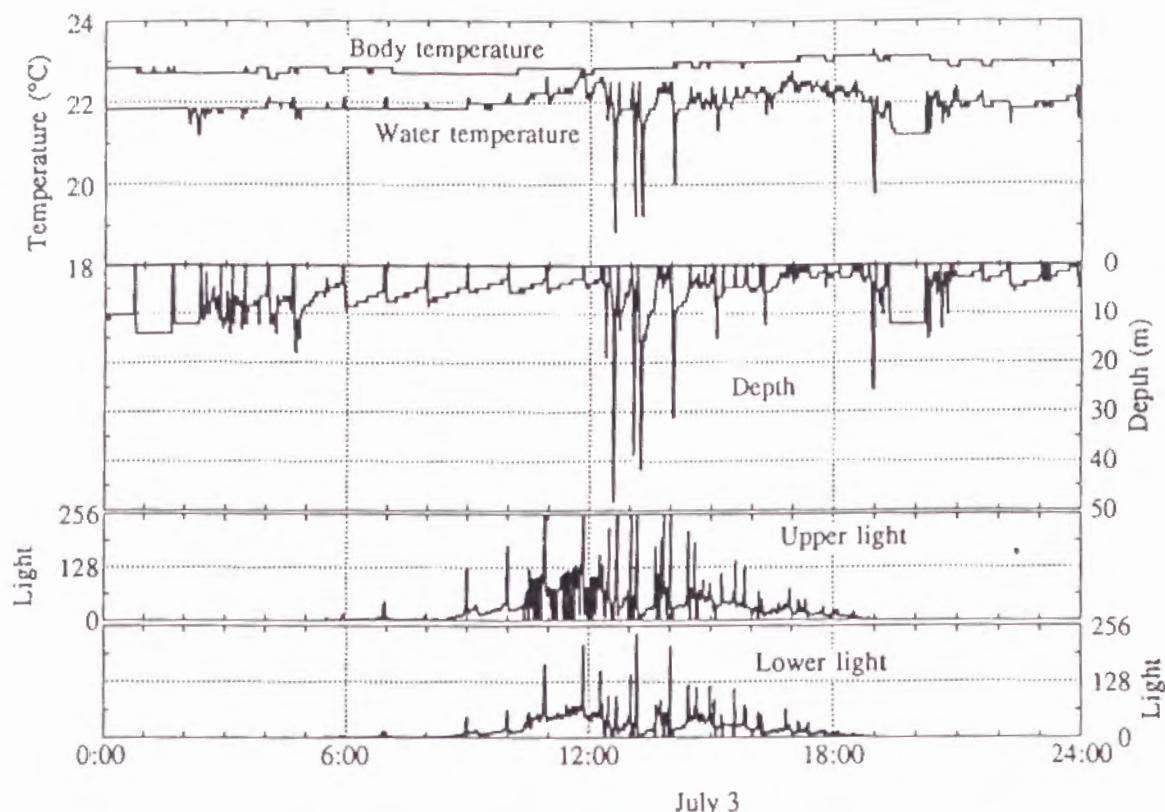


Fig. 1-4. Enlarged portion of Fig. 1-2, showing fluctuations of body temperature, water temperature, depth, upper light intensity and lower light intensity of No. 9305 on July 3 1993

はそのような一時的体温低下や一時的体温上昇には影響されず一定であった。

No.9305-1の体温記録と、水温記録、及び体温と水温の温度差のヒストグラムをFig. 1-5に示す。この個体の体温記録の産卵と産卵の間の平均値は23.2°C、標準偏差は0.51°Cであった。また、水温の平均値は22.2°C、標準偏差は0.50°Cであった。体温は、水温よりも有意に高かった( $P < 0.001$ , Wilcoxon signed-rank test, one-tailed)。この個体は、水温よりも体温が0.5から1.0°C高い場合が多かった(Fig. 1-5)。温度差の平均値は0.9°C、標準偏差は0.47°Cであった。

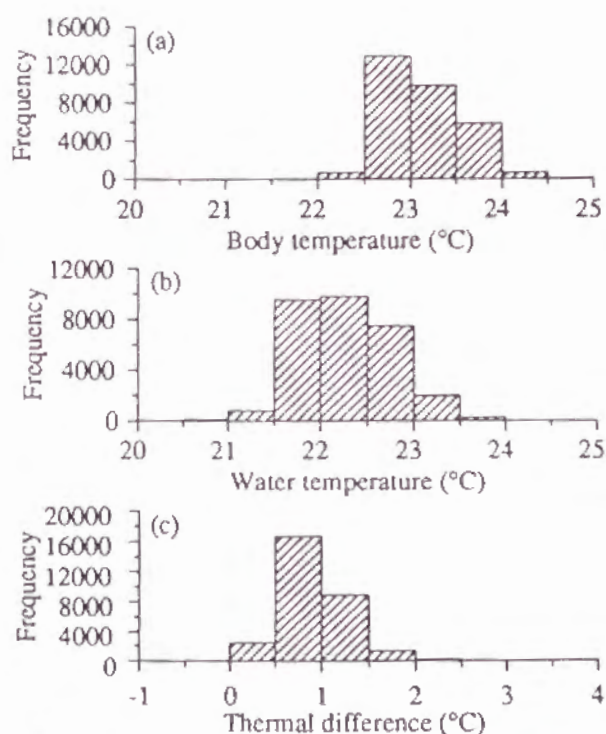


Fig. 1-5. Histogram of (a) body temperature, (b) ambient water temperature and (c) thermal difference between body and water for No. 9305-1 during the interesting period. Sampling interval of both temperatures are 1 min and data number are 30205 (2 1.0 d)

Table 1-6. Summary temperatures of 23 loggerhead turtles obtained from 1989 through 1994

Turtle no.	Parameter	Min.	Max.	Data no.	Sampling interval (min)	Data length (day)	Median (°C)	Mean (°C)	S. D. (°C)	Coefficient of variation
8901	body	22.3	25.8	6000	1	4.2	23.5	23.6	0.5162	0.0219
	water	21.0	24.3				22.1	22.3	0.6911	0.0310
	difference	-0.5	4.3				1.3	1.3	0.6313	0.4856
9101	body	23.9	28.2	1605	10	11.1	25.1	25.3	0.5084	0.0201
	water	21.4	26.4	2160 (1605)		15.0 (11.1)	23.7	23.7(23.8)	0.8185	0.0345
	difference	-1.5	4.3	1605		11.1	1.5	1.5	0.7249	0.4833
9102	body	24.1	29.1	2305	10	16.0	25.9	25.9	0.6502	0.0251
	water	18.9	27.2				24.8	24.7	0.9429	0.0382
	difference	-1.1	7.2				1.1	1.2	0.7186	0.5988
9103	body	24.9	28.7	2273	10	15.8	25.8	25.9	0.5812	0.0224
	water	19.4	27.1				24.2	24.2	0.8762	0.0362
	difference	-0.5	7.8				1.7	1.7	0.6957	0.4092
9104	body water difference	19.0	31.7	2273	10	15.8	24.0	24.3	1.3092	0.0539
9201	body	22.7	26.1	10392	1	7.2	25.3	25.0	0.7398	0.0296
	water	21.6	26.5	4273	5	14.8	24.8	24.7	0.7628	0.0309
	difference	-0.6	3.7	2078	5	7.2	0.7	0.7	0.4100	0.5857
9202	body water difference	21.2	26.9	4875	5	16.9	24.3	24.3	0.8066	0.0332
9301	body water difference	16.0	24.8	31555	1	21.9	22.1	22.2	0.6774	0.0305
9303	body	21.8	27.8	30213	1	21.0	23.5	23.5	0.5220	0.0222
	water	13.9	24.0				22.2	22.1	0.6650	0.0301
	difference	-0.2	9.0				1.3	1.4	0.6511	0.4651
9304	body	21.4	26.0	29999	1	20.8	22.7	22.8	0.4881	0.0214
	water	15.6	23.8				22.2	22.0	0.7066	0.0321
	difference	-0.8	7.1				0.6	0.7	0.6376	0.9109
9305-1	body	22.1	27.9	30205	1	21.0	23.1	23.2	0.5111	0.0220
	water	15.5	24.1				22.2	22.2	0.5017	0.0226
	difference	-0.9	7.4				0.9	0.9	0.4665	0.5183
9305-2	body	23.3	25.6	2774	1	1.9	24.5	24.4	0.6227	0.0255
	water	20.9	26.4				23.8	23.6	0.8950	0.0379
	difference	-2.1	4.0				0.8	0.8	0.6652	0.8315

そのほかの個体の統計的な記述は、Table 1-6 にまとめた。すべての個体に共通して、体温の中央値は水温より有為に高く、体温の変動係数は水温より小さかった。No.9305-1 の水温と体温について、毎日の日中 (5:00 - 18:59) と夜間 (19:00 - 4:59) の平均値を、全期間にわたってプロットした Fig. 1-6 によると、水温と体温との間には、有為な



Table 1-6. (cont.) Summary temperatures of 23 loggerhead turtles obtained from 1989 through 1994

Turtle no.	Parameter	Min.	Max.	Data no.	Sampling interval (min)	Data length (day)	Median (°C)	Mean (°C)	S. D. (°C)	Coefficient of variation
9307	body	22.0	26.6	30304	1	21.0	22.8	22.9	0.4657	0.0203
	water	16.6	25.2				22.1	22.2	0.5073	0.0229
	difference	-1.4	6.1				0.6	0.7	0.3987	0.5696
9401	body	22.2	28.0	22954	1	15.9	23.6	24.0	0.9809	0.0409
	water	19.6	26.1				22.6	22.9	1.0966	0.0479
	difference	-1.3	5.6				1.0	1.1	0.6851	0.6228
9402-1	body	23.1	27.3	22819	1	15.8	24.7	24.6	0.7587	0.0308
	water	20.1	26.1				23.2	23.2	0.9175	0.0395
	difference	-1.2	4.7				1.4	1.4	0.6937	0.4955
9402-2	body	24.4	31.5	7129	1	5.0	25.9	26.0	0.8783	0.0338
	water	21.4	26.7				24.5	24.5	0.8973	0.0366
	difference	-0.7	7.8				1.4	1.5	1.0568	0.7045
9403-1	body			22765	1	15.8				
	water	20.8	26.7				23.8	24.1	0.9241	0.0383
	difference									
9403-2	body			21443	1	14.9				
	water	17.7	29.3				26.7	26.6	1.0983	0.0413
	difference									
9403-3	body			1401	1	1.0				
	water	23.4	28.6				27.4	27.1	0.9181	0.0381
	difference									
9404	body			21587	1	15.0				
	water	20.5	26.6				23.6	23.8	0.9506	0.0399
	difference									
9405-1	body	23.3	27.8	21463	1	14.9	25.0	25.2	0.9924	0.0394
	water	20.8	27.2				23.7	24.0	1.0934	0.0456
	difference	-0.6	5.8				1.1	1.2	0.6261	0.5218
9405-2	body	25.0	31.2	9036	1	6.3	26.7	26.9	0.8042	0.0299
	water	21.2	28.5	9994		6.9	25.9	25.9	1.0361	0.0400
	difference	-0.4	8.9	9036		6.3	0.9	1.2	0.9659	0.8049
9406	body	23.3	28.4	25632	1	17.8	26.8	26.3	1.3113	0.0499
	water	19.3	27.7				24.8	24.6	1.3427	0.0546
	difference	-0.6	5.8				1.7	1.7	0.6368	0.3746

正の相関が見られた (Spearman 順位相関 0.848,  $n=36$ ,  $p<0.0001$ ). 全個体に共通して、水温と体温の間には有為な正の相関が見られた。しかし、同じ水温でも、体温には  $1^{\circ}\text{C}$  近い変異があった (Fig. 1-6). 体温と水温の温度差は、個体間で有為に異なった ( $P<0.0001$ , Kruskal-Wallis test, two-tailed). Fig. 1-7 に示すように、16 個体の体重と温度差の平均値の間には、有為な正の相関が見られた (Spearman 順位相関 0.554,  $n=16$ ,  $p<0.05$ ).

Fig. 1-8 に No.9305-1 が 6 月 20 日の 0:20 に帰海してから約 6 時間の胃内温と水温の変

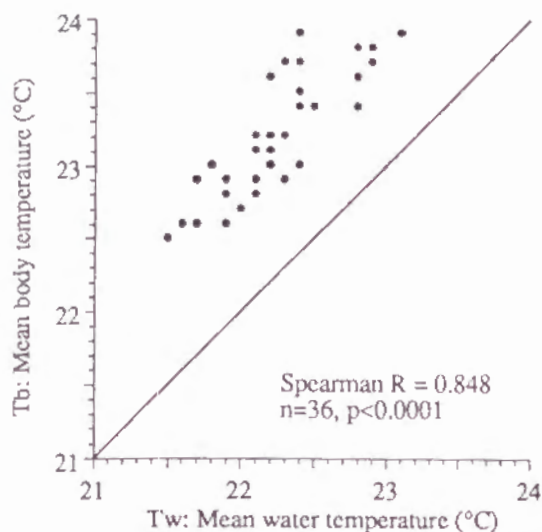


Fig. 1-6. Mean body temperature ( $T_b$ ) of a loggerhead turtle, No. 9305-1, at different mean ambient water temperature ( $T_a$ ). The solid line shows  $T_b = T_a$

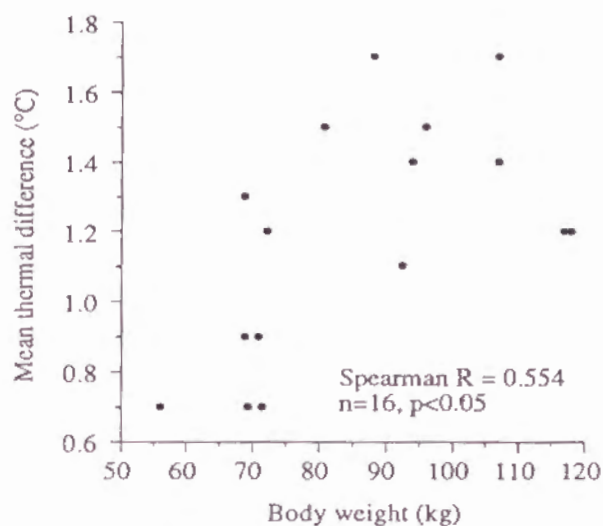


Fig. 1-7. Relationship of mean difference between body and water to body weight of loggerhead turtles

化を示す。これまで胃内温を体温と見なしてきたが、特に帰海直後数時間に限り、胃内温が急激に下がった後、緩やかに上昇する変動が見られた。帰海後6時間以降から次に産卵のために上陸してくる間は、そのような急激な胃内温降下はほとんど見られなかった。

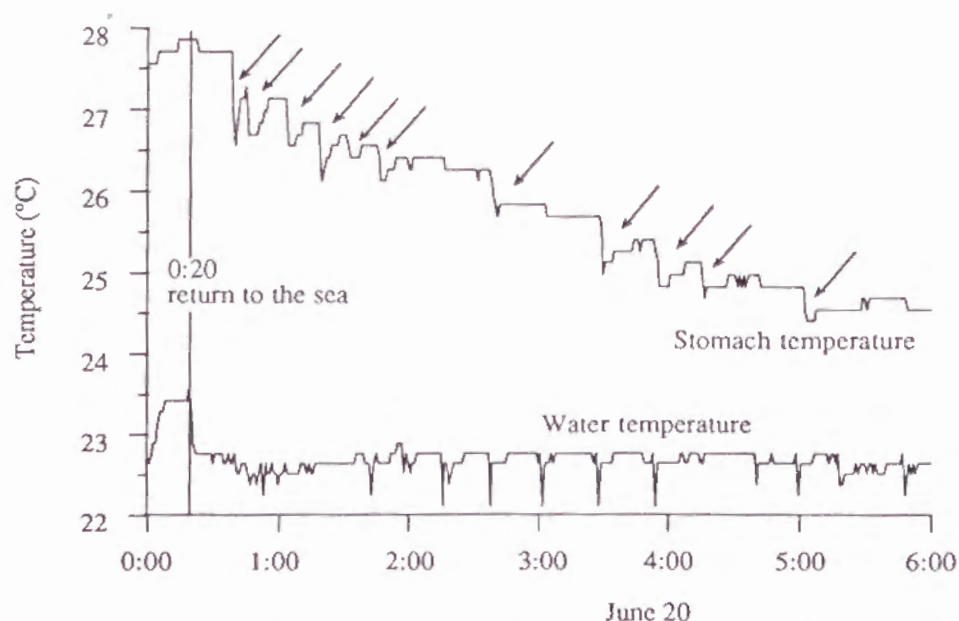


Fig. 1-8. Enlarged time series data of No. 9305-1 ca. 6 h after returning to the sea on 20 June 1993, stomach temperature (upper) and water temperature (lower). Arrows indicate position of rapid drops and subsequent rises in stomach temperature

### 1-3) 海域実験結果より考察される体温決定要因

全個体において水温と体温の間に有為な正の相関が見られたことから (Fig. 1-6), 経験水温がアカウミガメの体温を大きく左右することが示唆される。しかし, 体温は水温より高く, また相関係数も 1.0 ではない。水温はアカウミガメの体温を大きく左右するが, 水温のみで体温が決まるわけではない。

個体毎の体重と, 温度差の平均値との間に有為な正の相関が見られたことより (Fig. 1-7), 体が大きいことが, 体温を水温より高く保つことに貢献しているということが示唆される。

Fig. 1-2 や Fig. 1-4 を見る限り, 昼夜あるいは天候などによる光の強さとは無関係に, いつでも体温が水温よりも高く保たれていたことから, 太陽放射エネルギーは体温を水温より高めることに無関係であるように見える。この点については第 2 章で詳しく検討する。

### 1-4) 産卵と産卵の間の摂餌の有無について

胃内温の一時低下, 及びそれに引き続く緩やかな上昇は, アカウミガメが, 摂餌ないし飲水することによって, 体外の冷たいものが胃の中に入り, その後体温によって暖められる過程を表していると思われる。Heath と McGinnis (1980) も同様の現象を報告し, それが飲水か摂餌によるものであると考察している。アオウミガメは陸上にいる間に, 蒸発によって水分を失うことが知られている (Smith et al. 1986)。胃内温の一時低下が, 帰海直後の約 6 時間に限って特に多くみられたことから, これらは産卵上陸中に失われた水分を補給するための飲水を表しているものと思われる。

水族館における実験によって, 胃内温記録計を装着した個体が, 水温と同じ温度のシシャモ半切れを食べる様子が, 胃内温の一時低下 (1 時間以内,  $0.5^{\circ}\text{C}$  以上) として記録されることがわかった。海域において得た胃内温記録において, 帰海後 6 時間以降より次の産卵上陸までの間に, 胃内温の一時低下がほとんど見られなかったということは, この間アカウミガメがほとんど餌を食べなかったことを意味している。

摂餌を行わない間のエネルギー供給源を調べる目的で, 水族館においてアカウミガメ成体を用いた飢餓実験を行った。Table 1-7 に餌を与えなかった個体の 14 ないし 15 日間



Table 1-7. Mass loss of loggerhead turtles; upper four indicate during interesting periods and lower three are fasting by captive loggerhead turtles in aquarium

Turtle no.	Interval (day)	Body weight (kg)		Mass loss (kg/day)
		former	latter	
9303	21.1	107.0	103.0	0.19
9305	21.0	69.0	67.0	0.10
9311	18.0	70.0	69.5	0.03
9312	17.8	68.9	64.3	0.26
2110	14.0	93.7	90.5	0.23
2112	14.0	97.6	94.6	0.21
2112	15.0	94.0	90.5	0.26

の体重減少量を示す。3個体について飢餓実験を行った。1日当たり0.21から0.26kgの速度で、餌を食わないアカウミガメ成体の体重は減少した。産卵と産卵の間のアカウミガメの体重の変動の様子を調べるために、連続する2回の産卵上陸時に、産卵を終えた個体の体重を測定した結果をTable 1-7に示す。4個体とも産卵後の体重は17.8から21.1日間で減少していた。1日当たりの体重減少速度は、水族館において絶食させていた個体とはほぼ同程度であった。アオウミガメにおいて、摂餌場と産卵場との間4800kmを往復する間、摂餌することなく体内に蓄積されたエネルギー源のみで過ごすことが報告されている (Carr and Goodman 1970)。産卵と産卵の間のアカウミガメも、アオウミガメと同様に摂餌することなく体内に蓄積されたエネルギー源を用いて代謝を行っていたと思われる。

Meienberger et al. (1993) は、リクガメ科のゴファーガメ属の *Gopherus agassizii* において、体内に卵を持つ雌の摂餌量が雄に比べて小さいことを報告し、その理由について、卵の容積によって体内の消化管に充てる容積が減っているためであろうと論じている。体の周囲を甲に被われているカメ類にとって、より多くの卵を産むためには、体内の限られた容積のうち、卵に割り当てる容積を増やす必要があると思われる。アカウミガメが産卵期に摂餌しないということは、より多くの体内容積を卵に割り当てるという意味があると考えられる。

#### 1-5) 第1章のまとめ

温度記録計を装着・回収する手法によって、産卵と産卵の間のアカウミガメがどのような水温変動を経験し、その際体温はどの程度維持、あるいは変動していたかをとらえることが出来た。産卵と産卵の間のアカウミガメの体温は、たいてい水温よりも高く保たれていた。体温と水温の温度差の期間中の平均値は個体毎に異なり0.7から1.7℃であった。体重の重い個体ほど、大きな温度差を持っている傾向があった。アカウミガメが鉛直移動することによって、水温は90分以内の短い時間スケールで急激に変動したが、体温は影響されることなく一定に保たれていた。水温は数時間以上の長い時間スケールでも変動していた。体温はそのような水温変動に対しては、3・4時間の遅れ時間をともなうて追隨していた。各個体とも期間を通しての体温の変動係数は、水温の変動係数よりも小さかった。

胃内温記録を見る限り、産卵と産卵の間のアカウミガメは摂餌を行っていなかった。体重が減少していたことより、アカウミガメは体内に蓄積したエネルギー源を用いて代謝を行っていたと思われる。

## 第2章 太陽放射エネルギーが体温に及ぼす影響の評価

### 2-1) 過去の知見

トカゲ類やヌマガメ類といった陸生爬虫類では、太陽放射エネルギーを用いて体温を上昇させることが、多くの種類で知られている (Muchlinski et al. 1990, Boyer 1965, Ernest 1972). 水生動物の体温に対しては、太陽放射エネルギーの与える影響はほとんど無いという意見もある (Schmidt-Nielsen 1990). しかし、アカウミガメが水面上に浮かんで太陽放射エネルギーを吸収し、体温を上昇させている、という報告がある (Sapsford and van der Riet 1979). ウミガメ類が、体温を水温よりもいくらか高く保っていることは、報告されているが (Mrosovsky and Pritchard 1971, Frair et al. 1972, Sapsford and Hughes 1978, Heath and McGinnis 1980, Mrosovsky 1980, Standora et al. 1982, Sakamoto et al. 1990, Sato et al. 1994), 太陽放射エネルギーが、ウミガメの体温に与える影響についての定見はまだ無い. 第2章では、海域実験で得たアカウミガメの体温・水温・光の強さの記録を用いて、太陽放射エネルギーが、アカウミガメの体温を水温より高く保つことに貢献しているか否かを調べ、アカウミガメの背甲の表面に、どれくらいの熱エネルギーが吸収されているかを見積もった. また、アカウミガメの深度の時系列記録を用いて、積極的に太陽光を吸収するような行動を行っていたか否かについても検討する.

### 2-2) 太陽放射エネルギーが体温に及ぼす影響について

海域実験において体温・水温・光の強さ・深度記録を得る方法は、第1章と同じ記録計と手法を用いた. 1990年から1993年にかけて、和歌山県南部町の千里浜において海域実験を行い、体温・水温・光の強さが同時に得られた8頭の記録 (Table 1-5) を用いて、太陽放射エネルギーが体温に及ぼす影響を調べた.

海域においてカメの背甲上で測定した、光の強さの記録と体温記録の相関を見た. Fig. 2-1はNo.9305-1の日中 (5:00-18:59) と、夜間 (19:00-4:59) の毎日の平均値を、全期間にわたってプロットしたものである. 帰海直後24時間のデータは、産卵上陸中の影響で体温が特に高いので、光の強さと体温の相関を見る際には用いなかった. 夜間の光の強さの平均は零となり、日中の光の強さの平均値は、日々の天候などに応じてさまざ



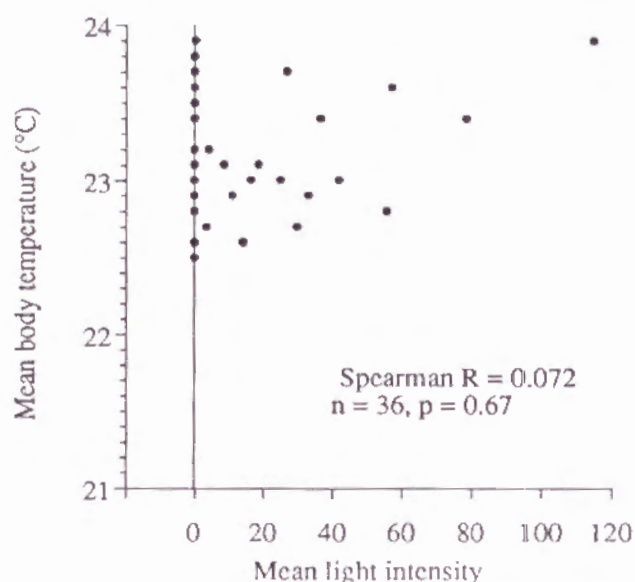


Fig. 2-1. Mean body temperature of a loggerhead turtle, No. 9305-1, at different mean light intensities

まな値となった。光の強さと体温との間に、有為な相関は見られなかった (Spearman の順位相関 0.072,  $n=36$ ,  $p=0.67$ )。全個体の光の強さと、体温との相関を見た結果を Table 2-1 に示す。No.9303 を除くと、すべての個体で光の強さと体温は無相関であった。水温と体温との間には、全ての個体において有為な強い相関があった (Table 2-1)。光の強さと水温の間には、2 個体 (No. 9305, No. 9304) のみ有為な相関があった。光の強さと水温の間に有為な正の相関があった個体では、光の強さと体温との間にも、高い相関が見られた (Table 2-1)。これはすなわち、1 個体 (No. 9303) において見られた光の強さと体

Table 2-1. Correlations among mean light intensity, mean body temperature and mean water temperature of each turtle

Turtle No.	Data no.	Spearman rank correlation coefficient (P-value)		
		Light - Body	Water - Body	Light - Water
9101	21	0.140 (0.5327)	0.751 (0.0008)	0.431 (0.0540)
9102	31	-0.075 (0.6795)	0.921 (<0.0001)	0.078 (0.6678)
9103	31	0.023 (0.9002)	0.916 (<0.0001)	0.140 (0.4435)
9201	13	0.062 (0.8292)	0.714 (0.0133)	0.173 (0.5498)
9303	41	0.312 (0.0483)	0.853 (<0.0001)	0.503 (0.0015)
9304	41	0.232 (0.1431)	0.851 (<0.0001)	0.550 (0.0005)
9305	36	0.072 (0.6700)	0.848 (<0.0001)	0.320 (0.0583)
9307	41	0.031 (0.8447)	0.896 (<0.0001)	0.252 (0.1116)

温との有為な正の相関は、光の強さと水温、及び水温と体温との間に有為な正の相関があることによる、見かけ上の相関であることを意味している。

また、体温と水温の温度差と光の強さについて、全ての個体で相関を調べたところ、有為な正の相関は見られなかった。

以上の結果より、光の強さと水温との間に有為な相関が見られる個体では、見かけ上、光の強さと体温との間に、有為な相関が見られる場合もあったが、太陽放射エネルギーは、産卵と産卵の間に海にいるアカウミガメの体温を、高めることには直接貢献していなかったと思われる。

Sapsford and van der Riet (1979) は、42kg の雌のアカウミガメの体温は、晴れの日のみ水温より高く保たれていることから、太陽放射エネルギーを吸収することで、アカウミガメは体温を高めているとした。一方、本研究では、アカウミガメが太陽放射エネルギーを吸収して体温を高めていた、という結果は得られなかった。この違いは、実験に用いたアカウミガメの体の大きさに起因しているのかもしれない。第1章において、体の大きな個体ほど、より大きな温度差を持っていた (Fig. 1-7)。大きな個体ほど、体積当たりの表面積が小さく、表面からの放熱を抑えることが出来、体温を水温を高く保つのに有利であると考えられる。Heath and McGinnis (1980) も指摘している通り、大きなアカウミガメ成体は、太陽放射エネルギーではなく、体内の代謝による発熱を熱源として、体温を水温よりも高く保っていると考えられる。未成体のアカウミガメ、あるいはアカウミガメよりも成熟時の体サイズが小さなヒメウミガメやタイマイでは、積極的に日光浴行動を行うことで、太陽放射エネルギーを吸収し、体温を水温より高く保っている可能性もある。

体温を高めることに貢献していなくとも、アカウミガメの背甲上に太陽放射エネルギーが降り注いでいたことは間違いない。今回アカウミガメに装着した光の強さの記録計 (MDS-L) によって得られるのは、300 から 680nm の波長域の太陽放射エネルギーの強さに応じて記録される、0 から 256 (=8bit) の数字である。海域実験の後に、分光放射照度計 MER-1032 (Biospherical Instruments Inc.) を用いて、MDS-L による光の強さの値を、放射照度 [ $\text{Wm}^{-2}$ ] に換算することを試みた。分光放射照度計は、12 チャンネル (410, 441, 465, 488, 520, 540, 565, 589, 625, 671, 683, 700 nm) の分光放射照度を記録することが

出来るので、以下の式に基づいて 400 から 700nm までの下向き放射照度を計算した。

$$\begin{aligned}
 E &= \int_{400}^{700} E(\lambda) d\lambda \\
 &= (410-400)E(410) + (441-410)E(441) + (465-441)E(465) \\
 &\quad + (488-465)E(488) + (520-488)E(520) + (540-520)E(540) \\
 &\quad + (565-540)E(565) + (589-565)E(589) + (620-589)E(625) \\
 &\quad + (671-625)E(671) + (683-671)E(683) + (700-683)E(700)
 \end{aligned}$$

ここで、E は 400 から 700nm までの下向き放射照度 [ $\text{W m}^{-2}$ ]、 $\lambda$  は波長 [nm]、 $E(\lambda)$  は下向き分光放射照度 [ $\text{W m}^{-2}\text{nm}^{-1}$ ] である。

実験は 1993 年 9 月 23 日に、和歌山県浦神湾の湾口で行った。さまざまな太陽高度や深度における値を測定するように、測定時間や測定深度をいろいろ変えて、分光放射照度計と MDS-L で同時に測定した。両者を比べた結果を Fig. 2-2 に示す。横軸は MDS-L によって測定した光の強さで、縦軸は同時に分光放射照度計で測定し算出した 400 から 700nm までの下向き放射照度 [ $\text{W m}^{-2}$ ] である。両者は直線的な関係となり、最小二乗法によって求めた換算式は、非常に高い決定係数となった ( $r^2=0.987$ ,  $n=10$ )。この結果より、MDS-L によって、アカウミガメの背甲上で記録した光の強さの記録を、400 から 700nm

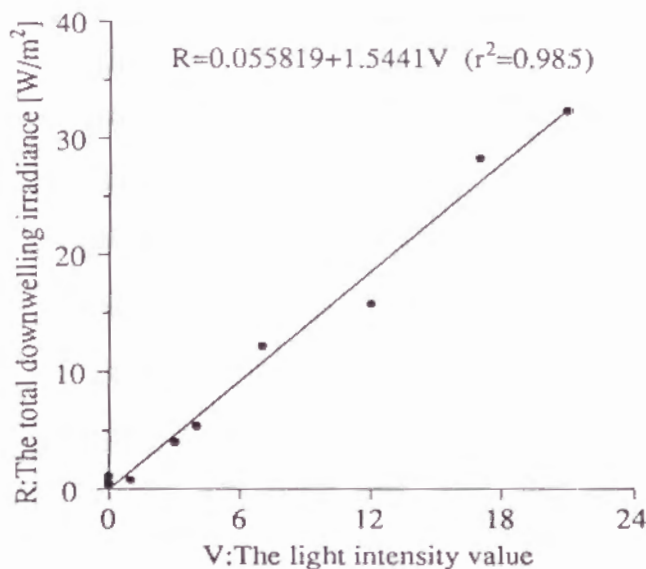


Fig. 2-2. Relationship between values of the light intensity and the total downwelling irradiance from 400 through 700 nm. The linear regression is shown as a solid line



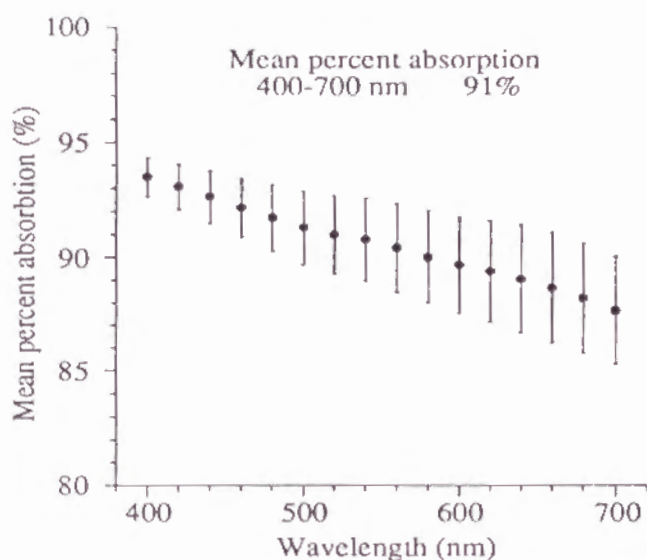


Fig. 2-3. Absorptivity profiles for carapace lamellae of a adult female loggerhead turtle. Mean absorptivities with two SDs are shown with wavelength. Means and SDs were calculated from five sample lamellae of a turtle

までの下向き放射照度 [ $\text{W m}^{-2}$ ] に換算することは可能であると考えられる。

アカウミガメが、どの程度の太陽放射エネルギーを吸収したかを推定するためには、背甲の面積と吸収率を求める必要がある。背甲の投影面積は、ほぼ真上より撮影した写真を、スキャナーでパーソナルコンピュータ内に取り込み、画像処理ソフト Image で面積を求めた。背甲の吸収率は、1992 年 9 月 27 日に、愛知県渥美半島の海岸に死んで打ち上がった、アカウミガメ成体雌よりはがした鱗板を用いて測定した。spectrophotometer (Macbeth COLOR-EYE 3000) によって、400 から 700nm にかけて、20nm 毎の反射率を測定し、100% から反射率を引くことで吸収率を測定した。Fig. 2-3 に波長毎の吸収率を示す。平均吸収率は 91% であった。背甲表面に吸収された、単位時間当たりの熱エネルギーの値は、以下の式に基づいて推定した。

$$\begin{aligned}
 & \text{背甲から吸収された熱エネルギー [W]} \\
 &= 400 \text{ から } 700\text{nm} \text{ までの下向き放射照度 } [\text{W m}^{-2}] \\
 &\times \text{背甲の投影面積 } [\text{m}^2] \times \text{鱗板の吸収率 } (\%) \times 100^{-1}
 \end{aligned}$$

Table 2-2. Comparison of calculated radiant heat gain and estimated resting metabolic rate

Turtle no.	Straight carapace length (cm)	Body weight (kg)	Position of TLR on the carapace	Maximum radiant heat gain (W)	Mean radiant heat gain during daytime (W)	Estimated resting metabolic rate (W)
9305-1	76.8	69.0	Low	114.9	8.8	10.7
9307	72.5	56.0	Top Low	116.5 69.9	16.5 11.2	9.0

以上の方法によって推定した、No. 9305-1 と No. 9307 の背甲から吸収された熱エネルギー量を Table 2-2 に示す。これらの値と、アカウミガメの推定休止代謝速度とを比較した。アオウミガメにおいて求められている、体重と休止時の酸素消費速度の関係式 (Prange and Jackson 1976) に、アカウミガメの体重を代入し、休止時の酸素消費速度を推定した。次に1リットルの酸素消費が20.083kJの代謝速度に相当するとして (Schmidt-Nielsen 1990), 休止代謝速度を算出した (Table 2-2)。これらの個体では、日中 (5:00 - 18:59) に平均すると休止代謝速度とはほぼ同程度の熱エネルギーが、背甲の表面に吸収されていたと思われる。

アカウミガメの背甲上で光の強さを測定した MDS-L は、測定波長域が可視域に限定されている。さらに今回の推定では、アカウミガメを上から見た際の、頭部や四肢の面積は考えていないので、推定された吸収された熱エネルギー量は、少な目に見積もられている。過小評価された値ではあるが、背甲表面には、休止代謝による発熱速度に匹敵するほどの熱エネルギーが吸収されていたと推定された。それにもかかわらず、太陽放射エネルギーはアカウミガメの体温を高めることに貢献していなかった。背甲表面に吸収された熱エネルギーは、背甲のごく表面の温度を高めることには貢献したであろうが、おそらく背甲表面から環境水中へ、伝導と対流によって放熱されたものと思われる。

### 2-3) 深度記録から見た日光浴行動の有無について

第1章の Fig. 1-2 を見ると、No. 9305-1 が産卵と産卵のほとんどの時間を 10m 以浅で過ごしていたようである。この個体の1分間隔で測定した深度記録の平均値は 4.6m (n=30205), 最大潜水深度は 58.4m であった。それぞれの個体の平均深度は有意に異なり、

Table 2-3 Summary of depth

Turtle No.	Data no.			Mean depth (m)			Relative frequency shallower than 2 m (%)			Modal interval of depth (m)		
	Day	Night	Total	Day	Night	Total	Day	Night	Total	Day	Night	Total
9101	12600	9061	21661	6.8	7.4	7.0	14.0	7.4	11.2	6≤<8 22.3	8≤<10 26.5	8≤<10 22.7
9102	13440	9603	23043	3.1	3.8	3.4	42.4	34.0	38.9	0≤<2 42.4	2≤<4 36.5	0≤<2 38.9
9201	12600	8769	21369	2.2	4.1	3.0	73.3	56.3	66.3	0≤<2 73.3	0≤<2 56.3	0≤<2 66.3
9202	14279	10088	24367	10.9	13.5	12.0	11.1	9.2	10.3	2≤<4 13.7	14≤<16 9.7	2≤<4 10.9
9301	18480	13076	31556	5.7	5.8	5.8	19.5	21.7	20.4	2≤<4 30.7	0≤<2 21.7	2≤<4 26.9
9303	17640	12573	30213	5.3	7.6	6.2	15.4	11.4	13.8	4≤<6 30.3	4≤<6 29.4	4≤<6 29.9
9304	17640	12359	29999	6.3	9.8	7.7	17.9	10.2	14.8	2≤<4 19.0	6≤<8 18.7	6≤<8 18.9
9305	17640	12565	30205	4.2	5.1	4.6	24.5	28.8	26.3	2≤<4 31.3	0≤<2 28.8	2≤<4 28.7

3.0 から 12.0m ( $P<0.0001$ , Kruskal-Wallis test, two-tailed) (Table 2-3) であった。

No. 9305-1 の深度のヒストグラム (Fig. 2-4) を見ると、この個体がほとんどの時間を 10m 以浅で過ごしていたことがわかるが、2m 以浅の水面 (今後 2m 以浅を水面と定義する) で過ごしたわけではなかった。この個体が水面で過ごしていた時間は、26.3% にすぎなかった。各個体の深度記録の統計的記述値がまとめてある Table 2-3 を見ると、各個体の水面滞在時間の全期間に占める割合は、10.3 から 38.9% と短かった。No. 9201 のみが、例外的に半分を超える時間 (66.3%) を、水面で過ごしていた。No. 9201 の深度の

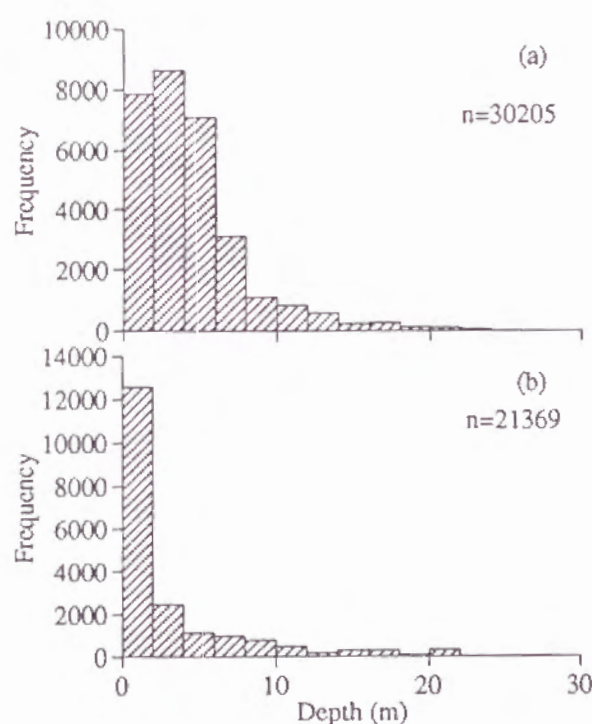


Fig. 2-4. Frequency distributions of the depth of loggerhead turtles throughout their internesting periods arranged 1 min sampling interval. (a) No. 9305-1 in 1993,  $n=30205$  (21.0 d). (b) No. 9201 in 1992,  $n=21369$  (14.8 d)



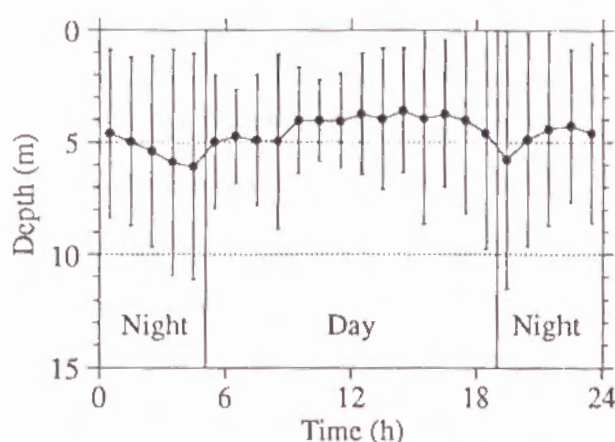


Fig. 2-5. Daily patterns of depth for No. 9305-1. Solid circles indicate means and error bar shows SD. Figure is divided in day (5:00 - 18:59) and night (19:00 - 4:59) by vertical lines

ヒストグラム (Fig. 2-4) を見ると、この個体は浅い深度で過ごす時間が長かったことがわかる。深度のモードの区間が水面 (<2m) であった個体は、No. 9102 と No. 9201 のみであった (Table 2-3)。

各個体の平均深度は異なったが、毎日の深度の推移状況には同様の傾向が見られた。一例として No. 9305-1 の1日の各時間帯の深度を、全期間の1時間毎の深度平均値で Fig. 2-5 にしめす。平均深度は夜明けと日の入り頃に深くなっている。No. 9305-1 の日中 (5:00 - 18:59) の平均深度は 4.2m で、夜間 (19:00 - 4:59) の 5.1m よりいくらか浅くなった。Table 2-3 に見られるとおり、夜間より日中の深度が浅くなるという傾向は、全個体に共通して見られた ( $P=0.0001$ , Mann-Whitney U-test, one-tailed)。日中の水面滞在時間の割合が、夜間よりも長くなる傾向が、No. 9301 と No. 9305 を除くすべての個体に共通して見られた (Table 2-3)。しかしながら水面で過ごした時間の割合は、日中でも 11.1 から 42.4% と短く、No. 9201 のみが例外的に半分以上の時間 (73.3%) を水面で過ごしていた。

産卵と産卵の間のアカウミガメが、太陽放射エネルギーを吸収するために、積極的に日光浴行動を行っていることを示唆するような証拠は、今回深度記録を解析した結果からは得られなかった。Table 2-3 にもある通り、各個体の平均深度は 3.0 から 12.0m と浅かったが、2m 以浅の水面滞在時間は No. 9201 の 66.3% を除くと、10.3 から 38.9% とさほど長くはなかった。水面滞在時間が長くなかったという結果は、日中に限ってみても

同様であった。Sapsfordとvan der Riet (1979) はアカウミガメ、アオウミガメ、ヒメウミガメが水面で積極的な日光浴を行い、時には水面上に露出した背甲の表面が乾くほどであった、という報告をしている。しかし、今回アカウミガメから得た深度記録からは、そのような積極的な日光浴を行っているような証拠は得られなかった。ウミガメの種間、季節、体の大きさなどによっては、積極的な日光浴を行う場合があるのかもしれない。

日中の深度は、夜間よりも浅くなる傾向があった (Table 2-3, Fig. 2-5)。Eckert et al. (1989) はオサガメに同様の傾向があることを報告し、餌生物であるクラゲの日周鉛直移動に対応しているのではないかと考察している。しかし、第1章で述べたとおり、今回記録が得られた産卵と産卵の間のアカウミガメは、胃内温記録より餌を食べていないと思われる。また、Huges (1974) はアカウミガメの胃内容物を調べた結果、アカウミガメの成体は、二枚貝や巻き貝等の軟体動物や、カニなどの甲殻類といった底生動物を食べていることを報告している。これらのことを考えると、アカウミガメより得た日中の深度記録が、夜間よりも浅くなることを、クラゲのような餌生物の日中鉛直移動より説明することは難しい。

#### 2-4) 第2章のまとめ

太陽放射エネルギーによって、アカウミガメの体温が直接暖められている様子は見られなかった。昼夜あるいは天候にかかわらず、アカウミガメの体温は、水温よりも高く保たれていた。太陽放射エネルギーではなく、体内の代謝によって生み出される熱によって、アカウミガメの体温は水温よりも高く保たれていたと思われる。アカウミガメが2m以浅の水面で過ごしていた時間は、全期間のうちわずか10.3から38.9%にすぎなかった。例外的に66.3%の時間を水面で過ごした個体もいたが、アカウミガメが太陽放射エネルギーを吸収するために、積極的に水面で過ごしていたような傾向は見られなかった。

## 第3章 アカウミガメの体温決定機構に関する室内実験と数値実験

### 3-1) 導入

海域実験によって、産卵と産卵の間に海にいる時のアカウミガメの体温が、水温よりも0.7から1.7℃高く保たれることや、一時的な鉛直移動による、90分以内の水温の一時的変動に対して、体温が影響を受けることなく一定値を保つ、といった恒温動物的特徴を持つことがわかった。また、数時間以上の長い時間スケールの水温変動に対して、変動の幅は小さくなるものの、体温が2・3時間遅れて同様に変動する、といった変温動物的特徴も持っていることが明らかとなった(第1章)。一般に爬虫類では、太陽放射エネルギーが、体温を環境温度より高く保つことに大きく貢献していると言われるが、産卵期のアカウミガメ成体雌の体温は、太陽放射エネルギーの影響によって直接暖められることはないことがわかった(第2章)。第3章では、第1章で記述したような体温と水温の関係をもたらし機構を解明するために、まず室内実験を行った。アカウミガメの比熱や、冷却・加温の際の体内の温度分布の変動の様子などを測定し、それらの知見をもとに、アカウミガメの体温を再現する非平衡の熱伝導モデルを用いて、数値実験を行った。

### 3-2) 室内実験の目的と方法

室内実験を行う目的は、数値実験に必要な基礎的情報を得るためである。室内実験によって、ウミガメの体の比熱・比重、冷却・加温時の体温変化速度・ウミガメの体内における体温分布を得た。生きている個体6頭と、死体1頭を用いて、数種類の実験を行った(Table 3-1)。

アカウミガメ雌の成体2頭(個体名No. 9201とNo. 9202)を用いた室内実験を、1992年7月の海域実験に付随して行った(Table 3-1)。海域実験において記録計を装着し、再び千里浜に産卵のために上陸してきたNo. 9201とNo. 9202を、京都大学理学部瀬戸臨海実験所に運び実験を行った。それぞれの個体の胃の中に温度記録計を装着し、25℃の海水の入った水槽と、18℃の水槽の間で移し換えて、冷却・加温の際の体温変化を測定した。

アカウミガメ亜成体2頭(個体名AngieとBarbara)を用いた室内実験は、1993年11月



Table 3-1. Summary of indoor experiments

Turtle name	Species	Standard straight carapace length (cm)	Body weight (kg)	Date	Experiment
9201	<i>Caretta caretta</i>	79.2	72.0	1992.7.16~21	cooling and warming
9202		85.9	87.3		
Angie	<i>Chelonia mydas</i>	69.0	44.1	1993.11.15~19	cooling and warming
Barbara		82.3	73.3		density thermal distribution
White	<i>Caretta caretta</i>	37.5	8.2	1994.4.21~22	cooling and warming
Brawn		38.9	8.7		
Dead	<i>Caretta caretta</i> *	23.3	1.965	1992.4.27~28	cooling and warming specific heat

\* dead sample

に京都大学農学部附属水産実験所で行った (Table 3-1). 実験には、京都府北部網野町の定置網で捕らえられた、アオウミガメ亜成体2頭を用いた。Fig. 3-1に示すように、胃の中、背甲表面より10cmの深さ、5cmの深さ、背甲表面、皮膚表面に温度センサーを装着し、冷たい水槽と暖かい水槽の間で交互に入れ換え、体温変化を測定した。この実験によって、冷却・加温の際の体温変化をとらえ、体の表面から体の中心部にかけての温度分布の時間変化を測定した。また、体重と体積より、アオウミガメの比重を求めた。

1994年の4月には、アカウミガメ幼体2頭 (個体名 White と Brawn) を用いた室内実験を、京都大学農学部附属水産実験所で行った (Table 3-1). 実験には関西総合環境センターの「魚っ知館」で飼育されていたものを用い、冷却・加温の際の体温変化を測定し

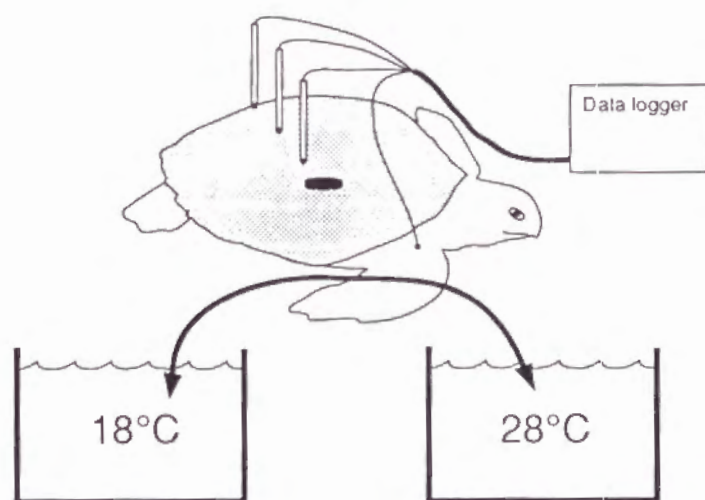


Fig. 3-1. Schematic representation of indoor experiment. Thermistors were fixed at skin surface, carapace surface and each depth of body to record body temperatures of green turtle. Time temperature recorder was inserted in the stomach to record deepest body temperature

た。

アカウミガメの体の比熱を測定するために、幼体の死体を用いた室内実験を、1992年4月に京都大学農学部附属水産実験所で行った (Table 3-1)。実験には、名古屋港水族館で飼育され、死亡後凍結貯蔵されていたものを用いた。30℃に暖められた死体を、15℃の水の入った水槽に入れ、水温の上昇よりアカウミガメの比熱を算出した。また、この死体でも冷却・加温の際の体温変化を測定した。

### 3-3) 室内実験の結果と考察

アカウミガメの比熱は、 $3550 \text{ J kg}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ と算出された。Schmidt-Nielsen (1990) によると、哺乳類の平均的比熱はおよそ  $0.8 \text{ cal g}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ とされている。これを  $1 \text{ cal} = 4.184 \text{ J}$  (Schmidt-Nielsen 1990) で換算すると、 $3347.2 \text{ J kg}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ となる。Hart (1951) によると、ネズミの比熱は平均  $0.824 \text{ cal g}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ とされている。これを同様に換算すると  $3447.6 \text{ J kg}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ となる。これらの値と、今回算出されたアカウミガメの比熱は似たような値となった。以後、アカウミガメの比熱としては、 $3550 \text{ J kg}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ という値を用いることにする。

体重42.7kgのアオウミガメの体積は41リットル、体重71.5kgのアオウミガメの体積は68リットルであった。それぞれの比重は、 $1041.5 \text{ kg m}^{-3}$ と $1051.5 \text{ kg m}^{-3}$ と算出される。よってこの平均値  $1046.5 \text{ kg m}^{-3}$ をアオウミガメの比重とする。アカウミガメの比重については知見が無いので、アカウミガメの比重としてこの値を用いることにする。水族館などで、飼育されているアカウミガメ成体を観察していると、体を全く動かさずじっとしている時は、水面に浮いていることもあるが、沈んでいる場合が多い。これは、肺に空気を入れていない状態のアカウミガメの肉体の比重が、海水よりいくらか重いことを意味していると思われる。アカウミガメの比重として、 $1046.5 \text{ kg m}^{-3}$ という値を用いることは妥当であろう。

Fig. 3-2 に、No. 9201 の冷却・加温時の体温変化を太線で示す。ここで測定している体温は、胃の中に挿入した温度計で測定した胃内温であるため、冷却実験の際に個体が水を飲む度に一時的に下降し、加温実験の際は一時的に上昇する。個体の真の体温変化の様子は、それらの一時的変動を取り除いたものであると考えられる。これらの加温冷却の際の体温変化記録を用いて、数値実験を行い、アカウミガメの冷え易さや、暖まり

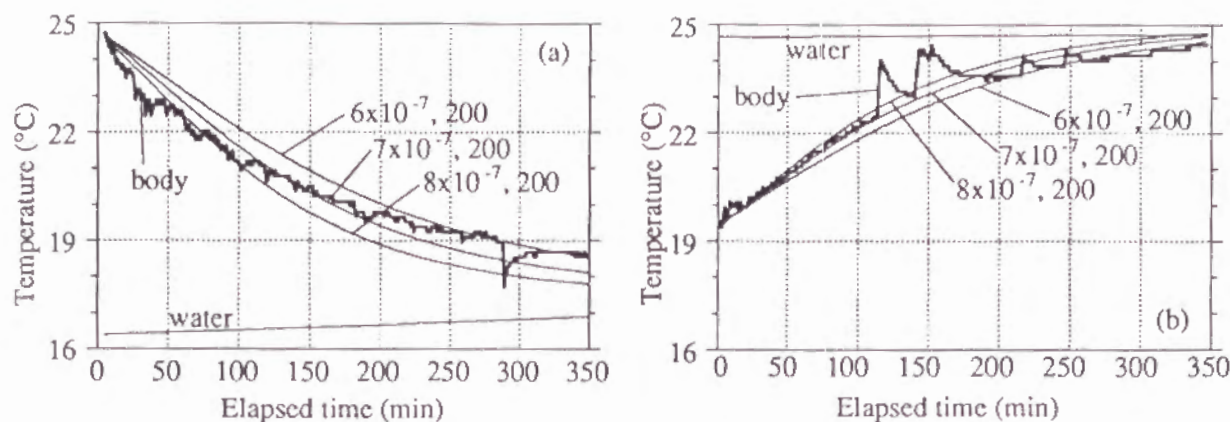


Fig. 3-2. Body temperature (thick line) of a 72.0 kg loggerhead turtle during (a) cooling experiment or (b) warming experiment. Water temperature and calculated body temperature are also represented as thin lines. Thermal diffusivity ( $\text{m}^2 \text{sec}^{-1}$ ) and heat production rate ( $\text{J sec}^{-1}\text{m}^{-1}$ ) used in calculation are indicated beside the lines

易さを熱拡散率の値によって評価する。

Fig. 3-3 に冷却及び加温の際に、体重 44.1kg のアオウミガメの各測定部位の温度分布が、いかに変化していくかを示す。Fig. 3-3 から重要な知見が2点得られた。すなわち、冷却・加温の間、アオウミガメの甲羅の表面や皮膚の温度は水温とほぼ等しいこと、冷却実験を開始した直後は、暖かい中心部から冷たい表面にかけて、温度は二次曲線的に下降していき、逆に加温実験を開始した直後は、冷たい中心部から暖かい表面部にかけて、温度分布は二次曲線的に上昇していることである。この体温分布の様子は、数値実

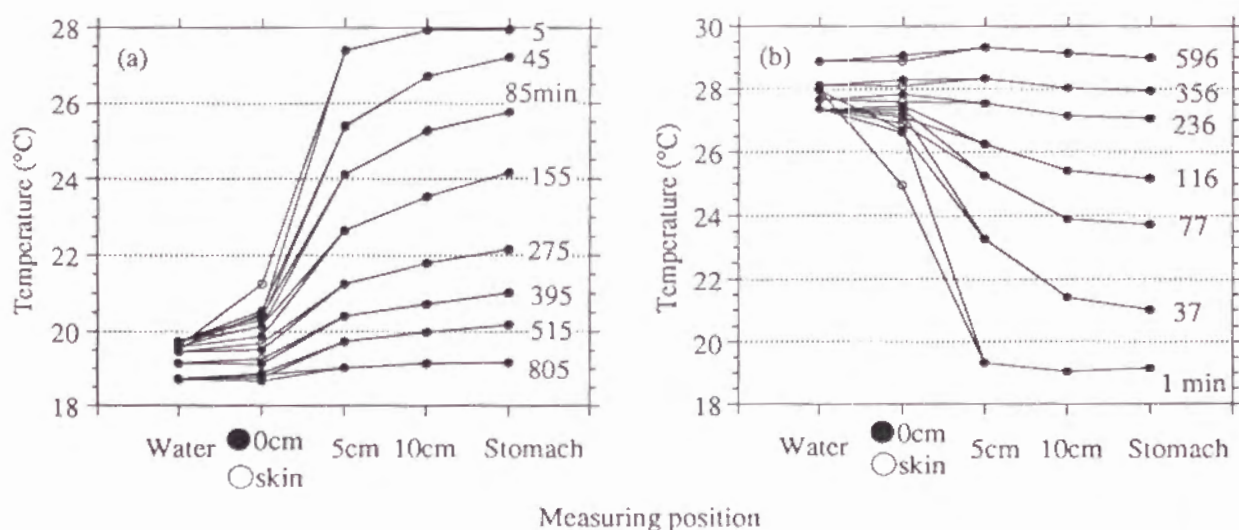


Fig. 3-3. Temperature of a 44.1 kg sub-adult green turtle in the experimental watertank. Body temperature distribution in processes of (a) cooling and (b) warming. Water: water temperature, ●0cm: surface of carapace, ○0cm: surface of skin, 5cm: 5cm depth from surface of carapace, 10cm: 10cm depth from surface of carapace, Stomach: stomach temperature



験の際の初期条件として採用した。

### 3-4) 数値実験の目的と方法

海域実験や室内実験によって、変動する水温に対してアカウミガメの体温が維持されたり、追従したりする様子や、冷却・加温の際の体温変化を記録することが出来た。これらの温度記録より、アカウミガメの体温の決定機構を、定量的に解析するために、非平衡の熱伝導モデルを用いた数値実験を行った。

Fig. 3-4に示すように、ウミガメの体を同じ比重の物体からなる同じ重さの球体と見なしてモデルを作った。球の半径は、個体毎の体重と比重より計算して求める。用いた方程式は、(1) に示す球体における熱拡散方程式である。

$$\frac{\partial T_b(r,t)}{\partial t} = \chi \left( \frac{2}{r} \frac{\partial T_b(r,t)}{\partial r} + \frac{\partial^2 T_b(r,t)}{\partial r^2} \right) + \frac{Q}{\rho C_p} \quad \dots\dots(1)$$

ここで、 $T_b(r,t)$  は球の中心から  $r$  (m) 離れたところの、時刻  $t$  (sec) における体温である。左辺は体温の単位時間当たりの変化量、すなわち体温変化速度を意味する。 $\chi$  は球体 (ウミガメ) の熱拡散率 ( $\text{m}^2\text{sec}^{-1}$ ) で、 $r$  や  $t$  によらず一定であると仮定する。右辺の第1項は、暖かい球の中心部から冷たい周辺部へ熱が逃げていくことによる、体温の降下速度を表し、熱拡散率と温度勾配の積からなる。なお、熱拡散率は、熱伝導率 ( $\text{J m}^{-1}$

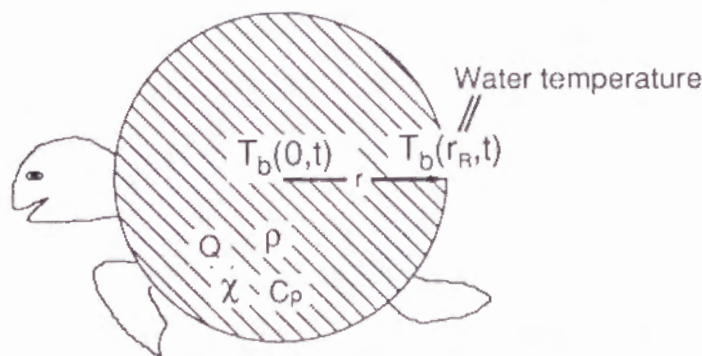


Fig. 3-4. Schematic view of dynamic heat transfer model used in numerical simulation.  $T_b(r,t)$ : body temperature in a certain position at a certain time,  $r$ : distance from the center of the sphere,  $t$ : time,  $r_R$ : radius of the sphere,  $\chi$ : thermal diffusivity of the body,  $Q$ : metabolic heat production rate,  $\rho$ : density of the body,  $C_p$ : specific heat of the body

$^{\circ}\text{C}^{-1}\text{sec}^{-1}$ ) を比重 ( $\text{kg m}^{-3}$ ) と比熱 ( $\text{J kg}^{-1}\text{C}^{-1}$ ) で割ったものである。右辺第2項は、体内の発熱による体温の上昇速度を表す。Qは球体(ウミガメ)の発熱速度 ( $\text{J sec}^{-1}\text{m}^{-3}$ ) で、rやtによらず一定であると仮定する。p は球体(ウミガメ)の比重で、室内実験結果より求めた  $1046.5 (\text{kg m}^{-3})$  という値を用いる。C<sub>p</sub>は球体(ウミガメ)の比熱で、室内実験より求めた  $3550 (\text{J kg}^{-1}\text{C}^{-1})$  という値を用いる。

以上に示したようなモデルを用いて、海域実験や室内実験で得られた水温変動と体温変動の関係を、一定速度で発熱し、熱拡散率が一定の球体における、熱伝導現象として説明することを試みた。

実際の数値計算では、(1) 式を前方差分の形にして、時間tの刻み時間  $\Delta t$  を 20sec、半径rの刻み幅  $\Delta r$  を 1cm としてコンピューターで計算した。球の中心部 ( $r=0$ ) における温度勾配は、

とした。ここで  $T_1$  は球の中心部から  $\Delta r (=1\text{cm})$  外側の温度、 $T_0$  は球の中心部の温度であ

$$\frac{\partial T_b(r,t)}{\partial r} = 0, \quad \frac{\partial^2 T_b(r,t)}{\partial r^2} = \frac{2(T_1 - T_0)}{\Delta r^2}$$

る。境界条件として、球の表面における ( $r=r_R$ ) 温度には、観測された時系列水温記録を代入した。

$$T_b(r_R, t) = \text{given}$$

初期条件としては、室内実験結果 (Fig. 3-3) にしたがって、中心から表面にかけてなめらかに下降ないし上昇するような温度分布を採用した。表面温度に水温の時系列データを代入し、その結果計算される球の中心部の温度と、ウミガメの実際の体温を比較することになる。

数値計算の手順としては、はじめにウミガメの体重と比重より、モデルに用いる球の半径  $r_R$  を決めた。次に、さまざまな熱拡散率 ( $\chi$ ) の値で数値計算を行い、計算によって求めた体温と、実際にウミガメより得られた体温を比較した。Fig. 3-5 に No. 9305-1 の6月25日から6月29日の5日間の例を示す。この個体の体重は、69kgだったので球の半

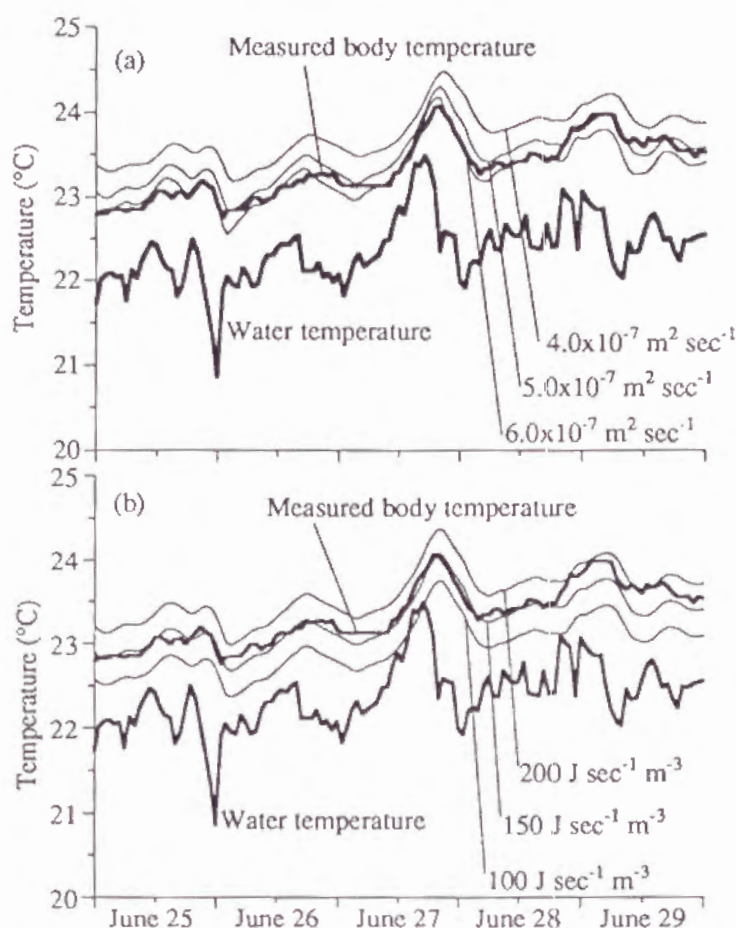


Fig. 3-5. Relationship between measured (thick line) and calculated (thin line) body temperatures under different parameter condition; (a) constant metabolic heat production rate ( $200 \text{ J sec}^{-1} \text{ m}^{-3}$ ) and variable thermal diffusivities, (b) constant thermal diffusivity ( $4.5 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ sec}^{-1}$ ) and variable metabolic heat production rate for 69 kg No. 9305-1

径は25cmと計算された。はじめに発熱速度には $200 \text{ J sec}^{-1} \text{ m}^{-3}$ という値を仮に代入し、熱拡散率にいろいろな値を代入して体温を計算した。Fig.3-5aを見ると、熱拡散係数が大きくなるほど、すなわち温度が伝わり易くなるほど、計算される体温変動は前にずれ、計算した体温の平均値は小さくなることがわかる。計算した体温と、実際に観測された体温の相関係数が、最も高くなる値を、そのウミガメにふさわしい熱拡散率とした。なお、ウミガメ各個体の全期間データを用いての数値計算には、実際に得られている1分間隔の温度データに61分の移動平均をかけて、1時間間隔のデータとしてサンプリングし直したデータを用いた。以上の手順で、まず個体毎の熱拡散率を決定した。

次に、熱拡散率を固定して、発熱速度をいろいろ変えて、計算した体温と実際の体温を比較した。この個体の熱拡散率としては、 $4.5 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ sec}^{-1}$ という値が求められている。



そこで、熱拡散率をこの値に固定して、さまざまな発熱速度を代入して体温を計算した。発熱速度を変えることによって、変動が前後にずれることはないが、上下方向に異なり、大きな発熱速度で計算した体温の平均値は高く、小さな発熱速度で計算した体温の平均値は低くなる。計算した体温と実際の体温の残差が最も小さくなる発熱速度をその個体の発熱速度とした。この個体については、 $150\text{Jsec}^{-1}\text{m}^{-3}$ という値が、発熱速度としてふさわしいと計算された。

### 3-5) 数値実験結果

海域実験によって、産卵と産卵の間の全期間にわたって得られたNo.9305-1の体温と、数値計算によって求めた体温とを比較した結果をFig. 3-6に示す。この個体については、熱拡散率  $4.5 \times 10^{-7} \text{m}^2\text{sec}^{-1}$ 、発熱速度  $150\text{Jsec}^{-1}\text{m}^{-3}$  という値で計算した体温と、実際の体温とが非常に良く一致し、両者の決定係数は0.932、平均残差は $0.13^\circ\text{C}$ であった。他の個体についても、熱拡散率と発熱速度が変化しないという条件で計算した体温と、海域で得られた体温とは良く一致した (Table 3-2)。

海域で温度記録が得られた16個体それぞれについて求めた熱拡散率は、 $4.5 \times 10^{-7}$  から  $6.8 \times 10^{-7} (\text{m}^2\text{sec}^{-1})$  の値となった。体重と熱拡散率の関係を表したFig. 3-7を見ると、小さ

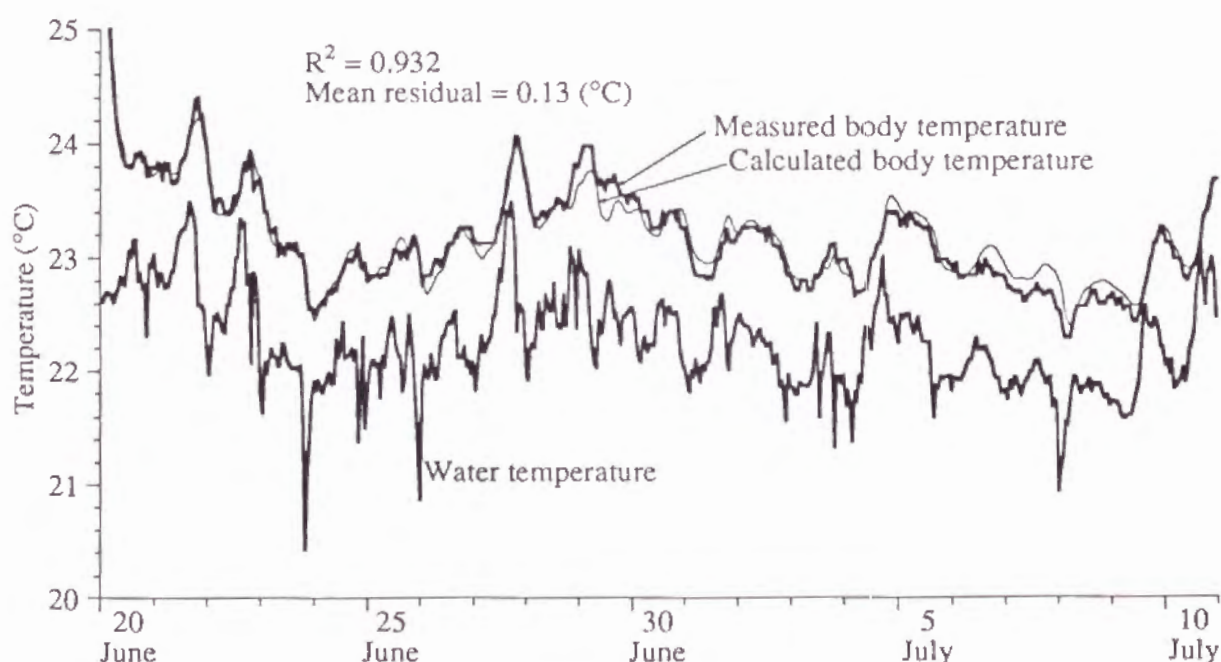


Fig. 3-6. Comparison between measured (thick line) and calculated (thin line) body temperatures for 69 kg No. 9305-1

Table 3-2. Degree of coincidence between observed and calculated body temperatures by dynamic heat transfer model

Turtle No.	Coefficient of determination	Mean residual (°C)	Data interval (min)	Data length (days)
8901	0.888	0.23	1	4.1
9101	0.791	0.25	10	11.1
9102	0.803	0.33	10	16.0
9103	0.860	0.24	10	15.8
9201	0.811	0.25	5	7.2
9303	0.885	0.19	1	21.0
9304	0.945	0.13	1	20.8
9305	0.932	0.13	1	21.0
9305-2	0.981	0.20	1	1.9
9307	0.950	0.12	1	21.0
9401	0.976	0.19	1	15.9
9402	0.957	0.20	1	15.8
9402-2	0.922	0.30	1	4.9
9405	0.987	0.17	1	14.9
9405-2	0.957	0.29	1	6.3
9406	0.972	0.22	1	17.8

な個体ほど熱拡散率は小さく、大きな個体ほど熱拡散率は大きくなり、両者には有為な負の相関が見られた ( $P<0.01$ , Spearman 順位相関 0.726,  $n=16$ )。海域で記録が得られた個体の体重と熱拡散率の関係より、下に示すような回帰式が得られた。

$$\chi = 2.5953 \times 10^{-7} + 3.712 \times 10^{-9} W \quad \dots\dots (2)$$

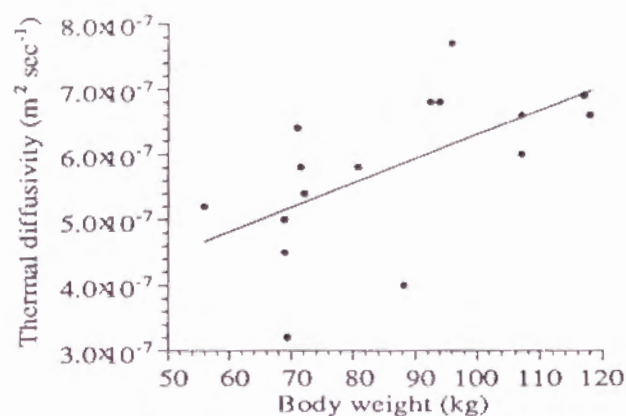


Fig. 3-7. Thermal diffusivity at different body weight. Solid line is the best fit of least-square of the plots

ここで、 $\chi$ は熱拡散率 ( $\text{m}^2\text{sec}^{-1}$ ),  $W$ は体重 (kg) を示す. 回帰式の決定係数は0.354 ( $n=16$ ) であった.

室内で行った冷却・加温実験によって得た記録についても, モデルを用いた数値実験を行った. Fig. 3-2で細線で示してあるのが, モデルにさまざまな熱拡散率を代入して計算した体温である. 熱拡散率が大きくなるほど体温変化は早くなり, 体温の変化曲線の勾配はきつくなる. 実際の体温と勾配が最も似ているものを目で見て判断し, その熱拡散率をその個体の冷却ないしは加温の際の熱拡散率とした. 室内実験で, 個体毎に求めた加温・冷却の際の熱拡散率を, Table 3-3に示す. 生きている6個体については, いずれもおおよそその熱拡散率を示した. 個体毎の冷却時の熱拡散率は, 加温時の熱拡散率より低い値となった. Fig. 3-7の体の大きさと熱拡散率より求めた回帰式 (2) に, 室内実験を行ったそれぞれの個体の体重を代入して推定した熱拡散率も Table 3-3にあわせて示した. 推定値はいずれも生きた個体の冷却時の値に近かった.

アカウミガメ死体を冷却・加温した際の温度変化記録からも熱拡散率を求め, Table 3-3に示した. 死体なので発熱速度は零として, 温度変化の記録に計算した体温が最も近くなる熱拡散率を求めた. 死体では冷却・加温の際の熱拡散率はほぼ同じ値となった. それらの値は, 生きた個体における熱拡散率と体重の関係式 (2) より推定した熱拡散率より小さかった.

海域データが得られた16個体それぞれについて求めた熱拡散率の値は, 個体の体の大きさによって左右されていた (Fig. 3-7). 数値実験は全ての個体を球形と見なして計算を

Table 3-3. Comparison between calculated thermal diffusivity from indoor experiments and predictions from allometric expressions for field experiment

Turtle name	Species	Body weight (kg)	Thermal diffusivity ( $\text{m}^2\text{sec}^{-1}$ )		Estimated thermal diffusivity ( $\text{m}^2\text{sec}^{-1}$ ) from result of field experiment
			cooling	warming	
9201	<i>Caretta caretta</i>	72.0	ca. $7 \times 10^{-7}$	ca. $8 \times 10^{-7}$	$5.3 \times 10^{-7}$
9202		87.3	ca. $7 \times 10^{-7}$	ca. $7 \times 10^{-7}$	$5.8 \times 10^{-7}$
Angie	<i>Chelonia mydas</i>	44.1	ca. $5 \times 10^{-7}$	ca. $8 \times 10^{-7}$	$4.2 \times 10^{-7}$
Barbara		73.3	ca. $5 \times 10^{-7}$	ca. $7 \times 10^{-7}$	$5.3 \times 10^{-7}$
White	<i>Caretta caretta</i>	8.2	ca. $2 \times 10^{-7}$	ca. $5 \times 10^{-7}$	$2.9 \times 10^{-7}$
Brown		8.7	ca. $3 \times 10^{-7}$	ca. $6 \times 10^{-7}$	$2.9 \times 10^{-7}$
Dead	<i>Caretta caretta</i> *	1.965	$1.8 \times 10^{-7}$	$1.9 \times 10^{-7}$	$2.7 \times 10^{-7}$

\* dead sample



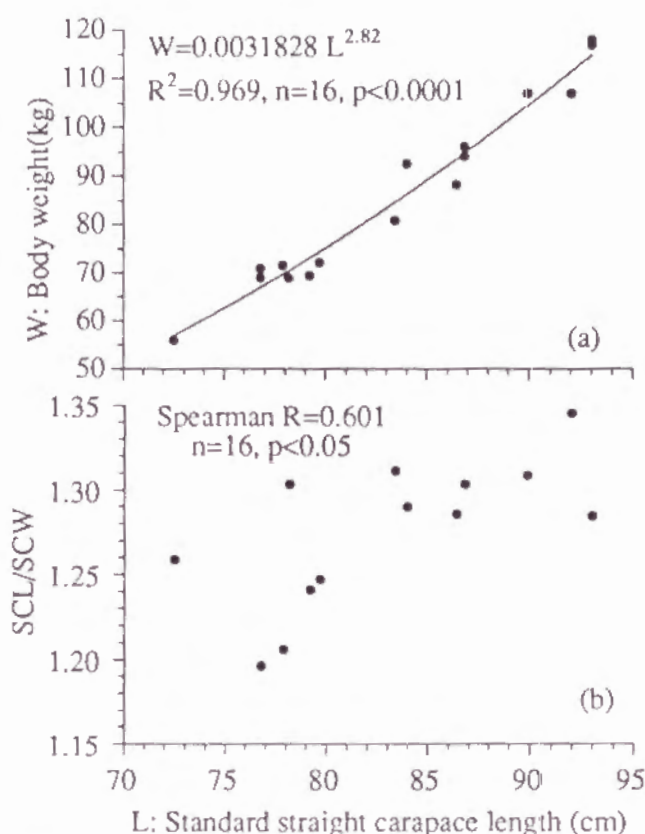


Fig. 3-8 The relationships between standard straight carapace length and (a) body weight or (b) ratio of standard straight carapace length to width. A least squares power regression curve is shown in (a)

行っているが、体の大きさによって、体型に違いがあるかもしれない。数値実験に用いた温度データが得られた、野生のアカウミガメ16個体について、標準直甲長と体重の関係をみると、体重は体長の3乗ではなく2.82乗に比例していた (Fig. 3-8a)。標準直甲長と甲幅の比 (甲長/甲幅) と標準直甲長との間には、有為な正の相関が見られた (Fig. 3-8b, Spearman 順位相関 0.601,  $P < 0.05$ )。すなわち、アカウミガメは大型の個体ほど相対的に甲長が長くなる傾向が見られた。

第1章において、アカウミガメの鉛直移動によって、水温が短い時間スケール (90分以内) で変動しても、体温は影響を受けず恒温性を保つことが、海域で得られた記録よりわかった。1分間隔のデータを用いて数値実験を行った結果、短い時間スケールの水温変動に対して、69kgのアカウミガメの体温が恒温性を保つことは、モデルからも確かめられた (Fig. 3-9)。アカウミガメの体の大きさが仮に小さく、10kgあるいは1kgであった場合、そのような短い時間スケールの水温変動に対して、体温は恒温性を保つことは

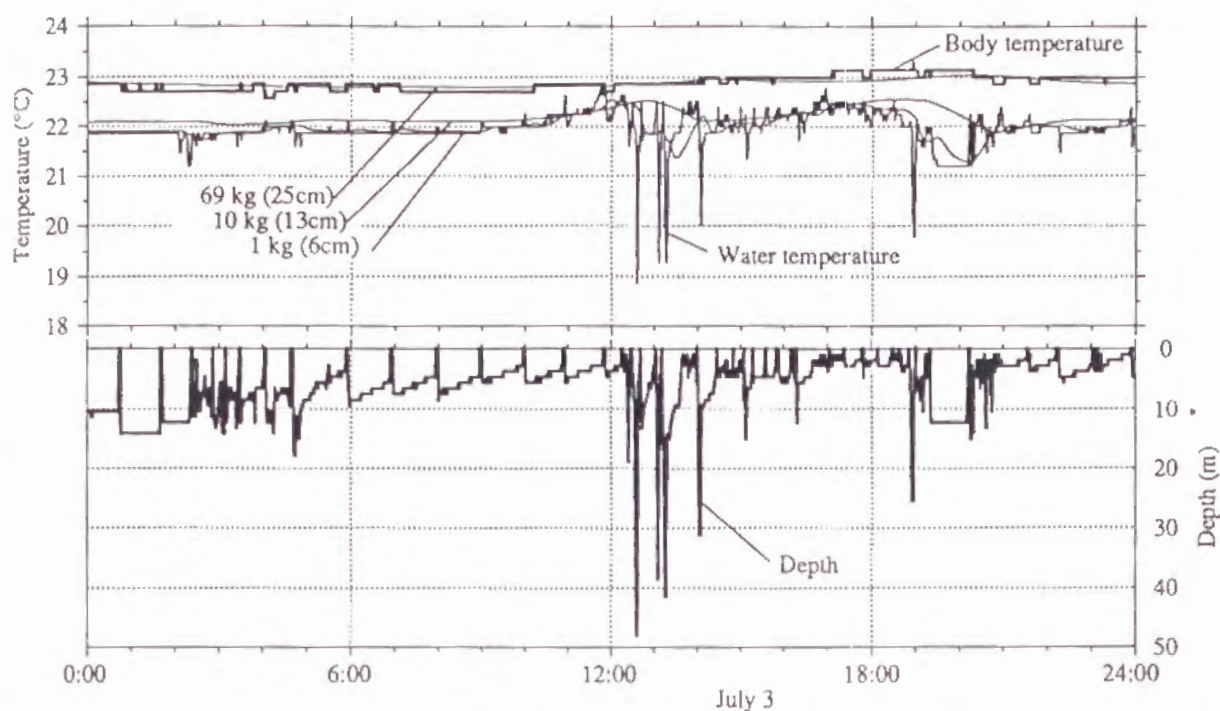


Fig. 3-9. Enlarged portion of Fig. 1-2, showing measured body temperature (thick line), water temperature (thin line), depth (thick line) of No. 9305-1 and calculated body temperature (thin line) for 69 kg, 10 kg and 1 kg turtles. Each numerical value is follow; thermal diffusivity  $4.5 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ sec}^{-1}$ , metabolic heat production rate  $150 \text{ J sec}^{-1} \text{ m}^3$

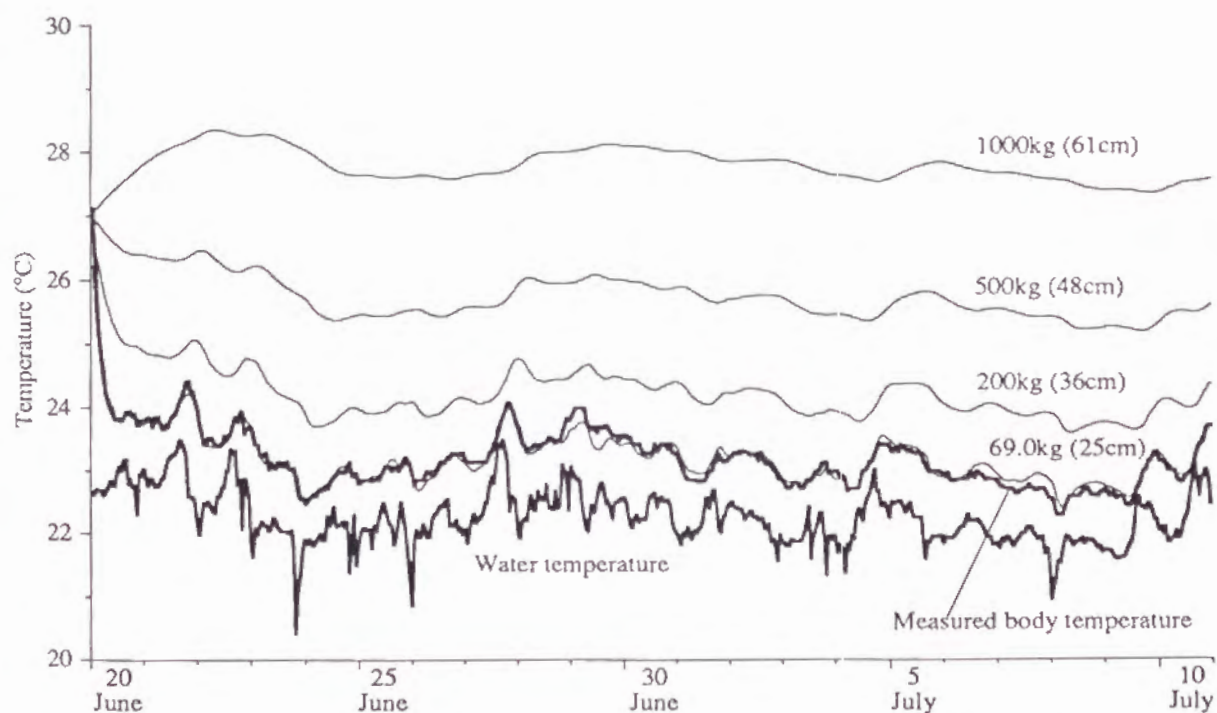


Fig. 3-10. Measured (thick line) and calculated (thin lines) body temperatures for 69 kg, 200 kg, 500 kg and 1000 kg turtles. Number in parentheses indicates radius of sphere used in model. Thermal diffusivity is  $4.5 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ sec}^{-1}$  and metabolic heat production rate is  $150 \text{ J sec}^{-1} \text{ m}^3$

出来なかったであろう、というシミュレーション結果となった (Fig.3-9).

また、アオウミガメ (200kg) やオサガメ (500-1000kg) が、アカウミガメと同じ熱拡散率・発熱速度・比重・比熱であった場合に、体が大きくなることのみによって、どのくらいの体温恒常性を持ち得るかを推定した結果を Fig. 3-10 に示す。長い時間スケールの水温変動に対しても、体温はかなりの恒温性を保ち、さらに高く保たれるであろうというシミュレーション結果となった。

海にいる間の温度記録が得られた16個体それぞれについて、求めた発熱速度の大きさを検討するために、爬虫類や鳥類、哺乳類の休止代謝速度と比較した。経験的に動物の休止代謝エネルギーは、100%熱エネルギーになることが知られている (Calder 1984)。トカゲ、アオウミガメ、スズメ科の鳥類、非スズメ科の鳥類、哺乳類の休止代謝速度は、それぞれ文献より引用した (Paladino et al. 1990, Prange and Jackson 1976, Schmidt-Nielsen 1990)。16個体の発熱速度は、アオウミガメやトカゲ類の休止代謝とほぼ同レベルとなり、哺乳類や鳥類ほど高くはなかった (Fig. 3-11)。

上陸して一連の産卵行動を行う間の温度記録が、3個体より得られた (Fig. 3-12)。こ

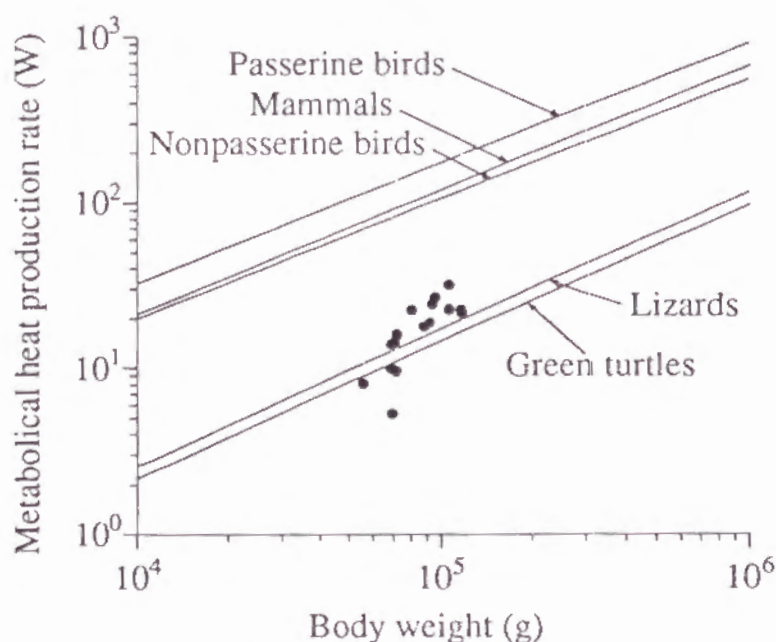


Fig. 3-11. Comparison of metabolic heat production rates for free-ranging loggerhead turtles in the sea (solid circle) with other animals (lines)



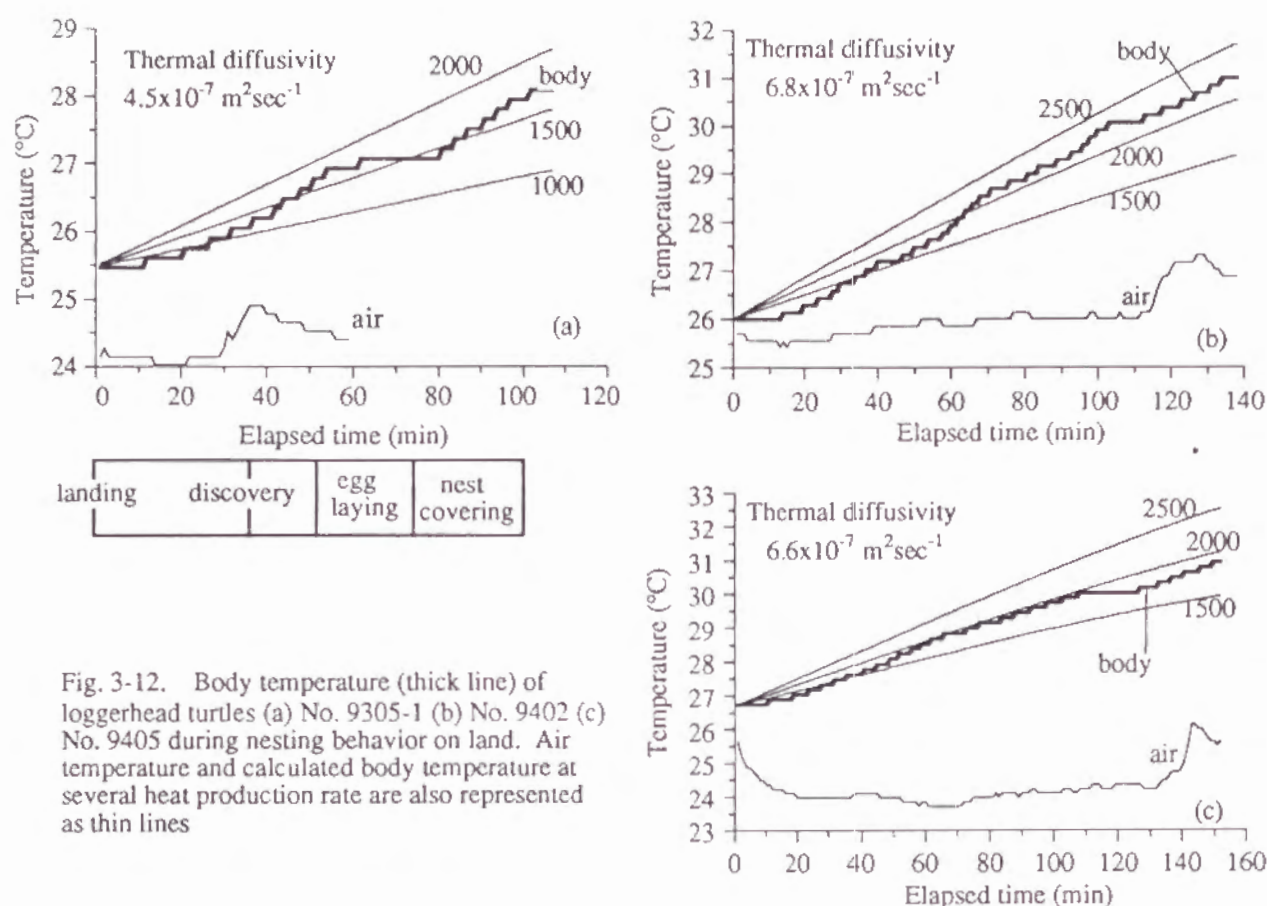


Fig. 3-12. Body temperature (thick line) of loggerhead turtles (a) No. 9305-1 (b) No. 9402 (c) No. 9405 during nesting behavior on land. Air temperature and calculated body temperature at several heat production rate are also represented as thin lines

のうち Fig. 3-12a の No. 9305-1 の場合は、1993 年 7 月 12 日の 22:27 に千里浜に上陸し産卵しているので、一連の産卵行動を観察することが出来た。陸上にいる間の体温は急激に上昇しているが、途中の約 20 分間だけ上昇は抑えられている。この時間は個体が卵を産み落としている時間帯に相当していた。そのほかの砂浜を歩いている時や、巣穴を掘っている時、産卵後に巣穴を埋めている最中の体温は激しく上昇していた。千里浜以外の産卵場の上陸し、一連の産卵行動を行ったと思われる No. 9402 や No. 9405 の体温も、途中の約 20 分間を除くと急激に体温は上昇し続けていた。

上陸し産卵行動を行っている間、3 個体の体温は 100 分間で 3 °C 前後の急激な上昇を示した (Fig. 3-12)。この間の記録に対しても、モデルを用いた数値実験を行った。それぞれの個体について、海にいる間のデータを用いた数値実験より、熱拡散率が求められている。この熱拡散率が、陸上においても変わらなかったと仮定して、上陸・産卵中の急激な温度上昇を説明するためには、どれくらいの発熱速度が必要であったかを調べた。No. 9305-1 は海を泳いでいる間、 $150 \text{ (J sec}^{-1} \text{ m}^{-3})$  の速度で発熱していたと計算されたが、

上陸・産卵中の発熱速度は  $1500 \text{ (J sec}^{-1}\text{m}^{-3})$  前後であったという結果になった (Fig. 3-12a). No. 9402 は海を泳いでいる間、 $270 \text{ (J sec}^{-1}\text{m}^{-3})$  の速度で発熱していたと計算されたが、上陸・産卵中の発熱速度は  $2000 \text{ (J sec}^{-1}\text{m}^{-3})$  前後と見積もられた (Fig. 3-12b). No. 9405 は海を泳いでいる間、 $190 \text{ (J sec}^{-1}\text{m}^{-3})$  の速度で発熱していたと計算されたが、上陸・産卵中の発熱速度は  $2000 \text{ (J sec}^{-1}\text{m}^{-3})$  ほどと見積もられた (Fig. 3-12c). いずれの個体においても、上陸・産卵中に見られたような、急激な体温上昇を説明するためには、海に  
いる間の 10 倍近い発熱速度が必要であった。

### 3-6) アカウミガメの体温決定機構に関する考察

熱伝導率と発熱速度が変化しないというモデルを用いた数値実験によって、産卵期のアカウミガメが経験した水温と体温の関係を、物体の中心部と表面部との間の熱伝導現象として、ほぼ説明することが出来た (Fig. 3-6, Table 3-2). 個体によっては、決定係数が若干低かったり、平均残差が若干大きかったりするものもあったが、それらは得られた記録の測定間隔が、5分や10分と粗かったために、アカウミガメの鉛直移動などによる、数分程度の細かい水温変動を、記録したりしなかったことによると思われる。そのような例を除いて、モデルによる体温と測定した体温が、非常に良く一致するということは、水温と体温の関係は、一定の熱伝導率と発熱速度を持つ物体における、熱伝導現象であったということを意味している。

鳥類や哺乳類では、環境温度が下がった時は、ふるえによって発熱速度を高めたり、熱伝導率を下げて、保温効果を高めたりして熱収支のバランスを保ち、体温を一定に保とうとする、生理的体温調節を行っていることが知られている (Schmidt-Nielsen 1990). 産卵期のアカウミガメは、そのような生理的体温調節は、行っていなかったと考えられる。アカウミガメに見られたある程度の恒温性は、生理的体温調節を行うことなく達成されたと考えられる。

#### [数値実験によって求められた熱拡散率]

数値実験によって個体毎に求めた熱拡散率は、アカウミガメの形を球形に変形した影響を含んだ見かけの値である。すなわち、同じ体重で球形の物体が、アカウミガメと同

じ水温変動を経験し、アカウミガメと同じ体温変動を示した場合、その球体の材質の持つ熱拡散率がいくらであったかを求めているわけである。実際のアカウミガメは球形とは異なり、同じ重さの球体に比べて表面積が大きいので熱保持という点では、球体に比べて形で損をしている。したがって、実際の個体の体を持つ熱拡散率は、球形と見なしで求めた値よりも熱保持に有利な小さな値であるはずである。すなわち数値実験によって求めたアカウミガメ各個体の熱拡散率は、過大評価されていると考えられる。

アカウミガメの体型は、大きくなるにしたがって、甲幅よりも甲長が相対的に太きくなることがわかった (Fig. 3-8b)。すなわち、大きな個体ほど球形からはずれていく。海域で温度記録が得られた16個体の記録から、数値計算によって求めた熱拡散率には、大きな個体ほど大きくなる傾向が見られた (Fig. 3-7)。これは、大型の個体になるほど体形が球からはずれていくことによって、より熱が伝わりやすくなり、見かけの熱拡散率が高まったためであろう。

海域で温度記録が得られた16個体の熱拡散率について、体重との関係式 (2) を求めた (Fig. 3-7)。この関係式 (2) に体重を代入することによって求めた、1.965kgの死体の推定熱拡散率は  $2.7 \times 10^{-7} \text{ (m}^2\text{sec}^{-1}\text{)}$  である (Table 3-3)。死体を冷却・加温した際の記録より求めた熱拡散率は、 $1.8 \times 10^{-7}$  ないし  $1.9 \times 10^{-7} \text{ (m}^2\text{sec}^{-1}\text{)}$  となり、推定値より低い値であった (Table 3-3)。この理由としては、生きている個体においては、血流によって中心部と表面部との熱伝導が促進されるため、熱伝導率が死んだ個体よりも大きくなることが考えられる。

数値実験によって求められた、海域におけるアカウミガメの体の熱拡散率 ( $\text{m}^2\text{sec}^{-1}$ ) に、比重 ( $\text{kg m}^{-3}$ ) と比熱 ( $\text{J } ^\circ\text{C}^{-1}\text{kg}^{-1}$ ) を掛け合わせて、熱伝導率 ( $\text{J sec}^{-1}\text{m}^{-1}\text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ ) に変換すると、1.2から2.9の値となった。Table 3-4にいろいろな物体の熱伝導率を示す。アカウミガメの値は、人の筋肉や脂肪層の値の10倍前後の値となった。アカウミガメの値が、人の筋肉や脂肪層に比べて大きな値となった理由としては、アカウミガメの体を球体と見なしで数値計算を行ったことによる過大評価と、生きていることによる血流の影響によって熱伝導が促進されたことが考えられる。

室内実験によって、生きているアカウミガメを冷却・加温した際の体温測定結果と、モデルによって再現した体温は、あまり良く一致しなかった (Fig. 3-2)。温度上昇と下降



Table 3-4. Thermal conductivities for a variety of common materials. (Partly modification of Schmidt-Nielsen 1990)

Material	Thermal conductivity (J sec <sup>-1</sup> m <sup>-1</sup> °C <sup>-1</sup> )
Copper	384.9
Steel	46.0
Glass	1.046
Soil (dry)	0.3347
Wood	0.1255
Water	0.5858
Human muscle	0.4602
Adipose tissue	0.2134
Air	0.0238
Animal fur	0.0381
Alive loggerhead	1.2~2.9

が連続して起こる、数日以上の長期間にわたる海域データを用いた数値実験の際は、初めに測定値と計算値の時間軸が合うように熱拡散率を決め、その後上下方向が一致するように発熱速度を決定する方法で、実測値と計算値をうまく一致させることが出来た。一方、室内実験結果を用いた数値実験では、数時間の測定時間で冷却あるいは加温していく個体の記録を用いることになる。この場合、測定時間が短いために、モデルで代入する発熱速度の違いが、温度の変化曲線の勾配を左右してしまう。したがって室内実験結果を用いた数値実験では、海域実験結果より得られたもっともらしい値を発熱速度に代入し、熱拡散率をいろいろ変化した際の温度の変化曲線と、実測温度の変化曲線の勾配が、最も良く一致する熱拡散率を目で見えて判断し、冷却・加温の際の熱拡散率とした。モデルによる体温と実測値があまりよく一致しなかったので、拡散率はおおよその値を求めるにとどめた (Table 3-3)。

おおよその値ではあるが、冷却時と加温時それぞれの場合に求めた熱拡散率は、冷却時の方が加温時よりも小さくなった。これは、生きたウミガメは、暖まりやすく冷えにくいことを意味しており、これまでアオウミガメ亜成体 (57g - 8.6kg) においていくつか報告されている過去の知見と一致する (Heath and McGinnis 1980, Smith et al. 1986)。海

域実験結果より求めた熱拡散率と体重の関係式 (2) に、室内実験に用いた個体の体重を代入して求めた熱拡散率推定値は、加温時の熱拡散率よりも、冷却時の熱拡散率に近くなった (Table 3-3). 海域においては、体温がたいい水温より高く、加温実験のように水温が体温より高くなる時間はほとんど無かった. それゆえ、ただ一つの値に固定した熱拡散率で計算した体温が、実際の体温に非常に良く一致し、かつその値は冷却実験によって求めた冷却時の熱拡散率に近かったのであろう.

メバチ (*Thunnus obesus*) は、体が冷えてきたら水温躍層上の、体温より水温の高いところへ一時的に浮上し、その間の熱伝導率を高めて急速に体温を上昇させ、水温躍層下の体温より水温の冷たいところで泳いでいる間は、熱伝導率を下げて体温降下を抑えるといった、行動と生理を組み合わせた積極的な体温調節を行っていることが知られている (Holland et al. 1992). アカウミガメでは、10m 前後の水深にとどまり、時々浮上するといった鉛直移動パターンが見られることもあったが (Fig. 1-4), 浮上する際も体温が急上昇するようなことはなく、メバチに見られるような体温調節を行っている様子はなかった. ただし、長期間にわたって深度をコントロールするといった、行動的体温調節を行っている可能性は否定出来ない. この可能性については第 4 章で論ずる.

#### [数値実験によって求められた発熱速度]

産卵期アカウミガメの体温は、水温よりも平均して 0.7 から 1.7℃ 高く保たれていた (Table 1-6). 数値実験を行ったところ、体温を水温より高く維持するために必要とされた発熱速度は、爬虫類としてはごく一般的な休止代謝速度とほぼ同程度となった (Fig. 3-11). アカウミガメに見られた程度の温度差を得るのには、哺乳類ほど高い休止代謝速度は必要なかったと考えられる. また、数値実験では、発熱速度一定という条件で計算を行ったが、いずれの個体においても実測値と計算値は良く一致した (Table 3-2). このことより、産卵と産卵の間を海で過ごしている間、アカウミガメの発熱速度は大きく変動はしなかったと思われる.

一方、産卵のために上陸して、一連の産卵行動を行っている間の体温は、急激に上昇していた (Fig. 3-12). この間の記録を用いた数値実験も行った. 水中の記録を用いた数値実験の際は、室内実験結果 (Fig. 3-3) にしたがって体の表面と水温が等しいという設

定で数値実験を行った。陸上においても、水中にいる時のように体の表面と気温が等しいかどうかはわからない。気温よりも体の表面温度は高いかもしれない。体表面と気温が等しいとして数値実験を行った場合、求められる発熱速度は過小評価された値となる。また、陸上にいる間は蒸発によって水分を失っていると思われるので(Smith et al. 1986)、蒸発によって気化熱を失っているであろう。蒸発による放熱が無かったと仮定して、数値実験で発熱速度を求めた場合、得られる値は過小評価されたものとなる。今回は体表面と気温が等しく、水分蒸発による放熱もなかったとして、数値実験を行った。したがって、得られた発熱速度は、観測された体温上昇を達成するために、少なくとも必要であったと思われる値である。陸上で一連の産卵行動を行っている間の温度記録が得られた3個体について、それぞれ算出された発熱速度は、各個体が水中にいたときのものより、10倍近く高い値となった。一般に、哺乳類や鳥類は、爬虫類の10倍程度の休止代謝速度を持つといわれている。アカウミガメは、一連の産卵行動を行っている間は、少なくとも哺乳類や鳥類の休止代謝速度とほぼ同じくらいの激しさで発熱していたと思われる。

Mrosovsky (1980) は、レビューの中で産卵上陸したウミガメの体温測定結果をまとめて、産卵中のウミガメの体温はわずか1℃ほど上昇するにすぎず、代謝熱による体温上昇はおそらく卵を産み落とした後に起こると論じている。しかし、本研究では、上陸中の体温は上昇し続けるという結果となった。

Paladino et al. (1990) は、陸上で産卵行動を行っているオサガメの酸素消費速度を測定し、産卵行動を行っている間のオサガメの代謝速度は哺乳類並に高かった、と報告している。本研究によって得られた結果は、このオサガメにおける結果と同様に、上陸して一連の産卵行動を行っているアカウミガメの発熱速度が、水中にいる間の10倍以上になるというものであった。

Fig. 3-12を詳しく見ると、体温上昇は途中約20分間停止していたことがわかる。これは、観察記録が得られた Fig. 3-12a で見ると、卵を産み落としている時間とほぼ一致している。卵を産み落としている間は、その他の陸上を移動している時や巣穴を掘っている時や巣穴を埋めている時よりも、相対的に発熱速度は小さかったと思われる。Fig. 3-12b や Fig. 3-12c では観察記録は得られていないが、Fig. 3-12a と同様の途中約20分間の



体温上昇停止時間が見られている。これらも、卵を産み落としている間、発熱速度が相対的に小さかったことを意味していると思われる。

[体の大きさが体温維持に及ぼす影響]

数値実験に用いた球体の熱拡散方程式 (1) を、定常状態

$$\partial T_b(r, t) / \partial t = 0$$

という条件下で解いた結果が下の (3) 式である。

$$T_b(r) = -\frac{Q}{6\rho C_p \chi} r^2 + T_b(0) \dots\dots\dots (3)$$

ここで  $T_b(r)$  は中心から半径  $r$  (m) 離れたところにおける体温を表し、 $Q$  は球体 (ウミガメ) の発熱速度 ( $J \text{ sec}^{-1} \text{ m}^{-3}$ )、 $\rho$  は球体 (ウミガメ) の比重 ( $\text{kg m}^{-3}$ )、 $C_p$  は球体 (ウミガメ) の比熱 ( $J \text{ kg}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ )、 $\chi$  は球体 (ウミガメ) の熱拡散率 ( $\text{m}^2 \text{ sec}^{-1}$ )、 $T_b(0)$  は球体の中心における体温 ( $^\circ\text{C}$ ) を表す。この (3) 式より、物体の中心部から表面にかけての半径方向の温度分布は、上に凸の二次曲線となることがわかり、これは室内実験によって得られた、平衡状態に達したアオウミガメの温度分布の様子と似ている (Fig. 3-3)。 (3) 式より中心部と表面部との間の温度差を求めると次の (4) 式のようになる。

$$T_b(0) - T_b(r_R) = \frac{Q}{6\rho C_p \chi} r_R^2 \dots\dots\dots (4)$$

ここで  $r_R$  は球体の半径である。球体の半径  $r_R$  とウミガメの標準直甲長  $L$  は比例関係にあると考えられる。また海域で温度記録が得られた16個体のアカウミガメの体重  $W$  は、標

標準直甲長  $L$  の 2.82 乗に比例することがわかっている (Fig. 3-8). したがって、球体の半径  $r_R$  と標準直甲長  $L$  と体重  $W$  との間には、 $r_R^2 \propto L^2 \propto W^{2/2.82}$  という比例関係があることがわかる。したがって (4) 式より、温度差と体重との間には、以下の (5) 式の関係が成り立っていることが予想される。

$$T_b(0) - T_b(r_R) \propto \frac{Q}{\rho C_p \chi} W^{0.71} \dots\dots (5)$$

すなわち、アカウミガメの体の中心部と表面の温度 (水温) との間の温度差は、発熱速度に比例し、比重や比熱や熱拡散率と反比例することが理論式 (5) よりわかり、体重の 0.71 乗に比例することが、理論式と体重と標準直甲長の経験式より予想されるのである。数値実験でさまざまな発熱速度を代入した際の計算結果が、Fig. 3-5b に示されている。理論解より導かれるとおり、体温と水温の温度差は、発熱速度に比例して増加している。また、さまざまな熱拡散率を代入した際の計算結果は、Fig. 3-5a に示されている。熱拡散率と温度差の間には半比例の関係があることが数値実験結果からも見てとれる。Fig. 1-7 に示す体重と温度差の関係より、べき乗の関係式で近似曲線を求めたところ、温度差は体重の 0.90 乗に比例するという結果になった。理論解と体重と標準直甲長の経験式からは、0.71 乗に比例すると予想された。予想と実際の値はあまり一致しなかったが、体重の 1 乗未満に温度差が比例するという点は一致していた。

(5) 式の右辺の分母は、熱拡散率 ( $m^2 sec^{-1}$ ) に比重 ( $kg m^{-3}$ ) と比熱 ( $J kg^{-1} ^\circ C^{-1}$ ) をかけたものであるが、これは定義上熱伝導率 ( $J m^{-1} sec^{-1} ^\circ C^{-1}$ ) と等しい。アカウミガメが、より大きな温度差を得ようとする場合、より大きな速度で発熱を行うか、熱を伝わり難くするために熱伝導率を小さくするか、より大きな体を持つのが良いということがわかる。

海域のアカウミガメより得られた温度データにみられた程度の恒温性は、特別な生理的体温調節や行動的体温調節を行ったりしなくても、あるいは特別断熱効果の高い熱拡散係数の低い肉体を持っていなくても、アカウミガメほどの体の大きさがあれば、必然的にもたらされる性質であることが数値実験よりわかった。アカウミガメと同じ程度の熱拡散率で、仮に体の大きさが 10kg ないし 1kg と小さかった場合は、海域データに見られたような恒温性は得られず、水温変動に追従して体温は変動してしまうというシミュ

レーション結果となった (Fig. 3-9). このことより, アカウミガメの恒温性を達成するためには, 体が大きいことが必要不可欠であると考えられる. 体が大きく熱容量が大きいために, 鉛直移動によって引き起こされる短い時間スケールの水温変化に対して, アカウミガメは恒温性を保つことが出来たということになる. この結果は, Spotila et al. (1973) の主張する体が大きいことによる恒温性維持の考え方を支持する.

逆に, もしもアカウミガメが同じ熱拡散率と発熱速度を持ったまま, さらに大きい体であった場合, より一層体温は恒温性を保ちうるということが推定出来る (Fig. 3-10). 世界には7ないし8種類のウミガメがいて, アカウミガメよりも大型の種類としてはアオウミガメ *Chelonia mydas*, *Chelonia agassizi*, オサガメ *Dermochelys coriacea* がいる. これらの種類では, アカウミガメ以上に体温の恒温性は高いと予想される. 特に, 最大で1トン近い重さになるオサガメは, 亜寒帯の高緯度海域においてしばしば発見され (Nishimura 1964, Bleakney 1965), 冷たい水の中でも体温を  $18^{\circ}\text{C}$  も高く保つことが知られている (Frair et al. 1972). それが従来言われているように, 四肢の付け根にある向流式熱交換器を持つためなのか (Greer et al. 1973), それとも単に体が大きいことによるのかについては議論の余地が残されている. オサガメについても, 海域において体温と水温の記録を得て定量的な解析を行うことによって, 体が大きいためにそのような高い恒温性が獲得出来るのか, 体が大きいだけでなく, 特に断熱効果の高い器官を持つためであるのかについて答えることが出来るであろう.

アカウミガメの体の大きさが, 体温を高く一定に保つことに貢献しているのではないかという, 海域実験結果からの推定は, 理論解からもモデルを用いたシミュレーションからも支持された. アカウミガメが激しく変動する水温に対して, 体温変動をいくらか緩和させたものに抑え, かつ水温より高く保つことが出来たのは, 体が大きいためであったと考えられる.

### 3-7) 第3章のまとめ

室内実験によってウミガメの比熱  $3550 \text{ (m}^2\text{sec}^{-1}\text{)}$  や比重  $1046.5 \text{ (kg m}^{-3}\text{)}$  得られた. これらの知見をもとに, 非定常の熱伝導モデルを用いて数値計算を行ったところ, アカウミガメの経験する水温と体温の関係は, 熱拡散率と発熱速度が一定の物体における, 中



心部と表面部の間の熱伝導現象として説明することが出来た。アカウミガメは生理的体温調節を行ったり、哺乳類並に高い発熱速度を持つことなく、体温を水温より平均して0.7 から 1.7℃ほど高く、ある程度一定に保つことが出来たと考えられる。

上陸して一連の産卵行動を行っている間のアカウミガメの発熱速度は、水中にいる間に比べて少なくとも10倍ほど高く、哺乳類の休止代謝速度並の速度で発熱していたと思われる。

## 第4章 水温や体温がアカウミガメの産卵間隔に及ぼす影響

### 4-1) 過去の知見

第1章から第3章にかけて、海にいる間のアカウミガメが経験する水温変化、及びその時の体温の特徴について言及し、体温の決定機構について考察してきた。第4章では、水温や体温といった温度が、アカウミガメの生活に対して及ぼす影響の一例として、1シーズン内に複数回行われる産卵の間隔が、環境水温や体温によって左右されることを示し、アカウミガメにとって体温をより高く保つことの意味を考察する。

アカウミガメは、1シーズンの産卵を複数回行うことが知られている (Dodd 1988, Pritchard and Trebbau 1986)。日本においても、鹿児島県の屋久島、宮崎県の一ツ葉海岸、徳島県の蒲生田岬において、1シーズンの産卵が複数回なされることが報告されている (内田 1981, Iwamoto et al. 1985, 西村・大牟田 1993)。同一産卵シーズンにおいて、同一個体が産卵する間隔を、産卵間隔といい、標識装着などによって個体識別を行うことで調べられている。Dodd (1988) によって、世界中のアカウミガメ産卵場における産卵間隔がまとめられており、最短9日から最長28日間まで大きな変異があることがわかっている。この産卵間隔を左右する要因の一つとして、産卵場周辺海域の水温が挙げられている。個体の産卵間隔と、産卵場付近の海水温との関係を見た例がいくつかある。South Africa の Tongaland で産卵を行うアカウミガメの、産卵間隔と海水温の間には強い負の相関があった (Hughes and Brent 1972, Hughes 1974)。アメリカ合衆国フロリダ州の、Sanibel Island で産卵を行うアカウミガメの産卵間隔は、平均11日であるが、産卵場付近に冷水塊が存在する場合には、28日にまでそれが延びることが報告されている (LeBuff 1990)。日本の屋久島で産卵を行うアカウミガメについても、産卵間隔と産卵場付近の海水温の間には、負の相関があることが報告されている (西村・大牟田 1993, 栗原・大牟田 1994)。

以上の報告においては、いずれもアカウミガメが経験する水温として、産卵場付近の海水温が用いられている。しかし、第1章の Table 1-6 に示す通り、同じ年に同じ産卵場ではほぼ同じ時期に記録計を装着した個体間において、経験する水温が異なることが明らかにされた。すなわち、産卵場付近の水温は、個体が経験する水温とは異なる。本研究

では個体の経験する水温を、背甲上に装着した記録計で測定しており、個体間比較が可能なほどの個体数 (21頭) から、水温記録を得ることが出来た。またそのうちの15頭からは水温と同時に、体温記録も得ることが出来た。第4章においては、これらの記録を用いて、産卵間隔とその間の経験水温、あるいは体温との関係を調べ、アカウミガメにとって水温や体温といった温度の持つ意味を考察する。

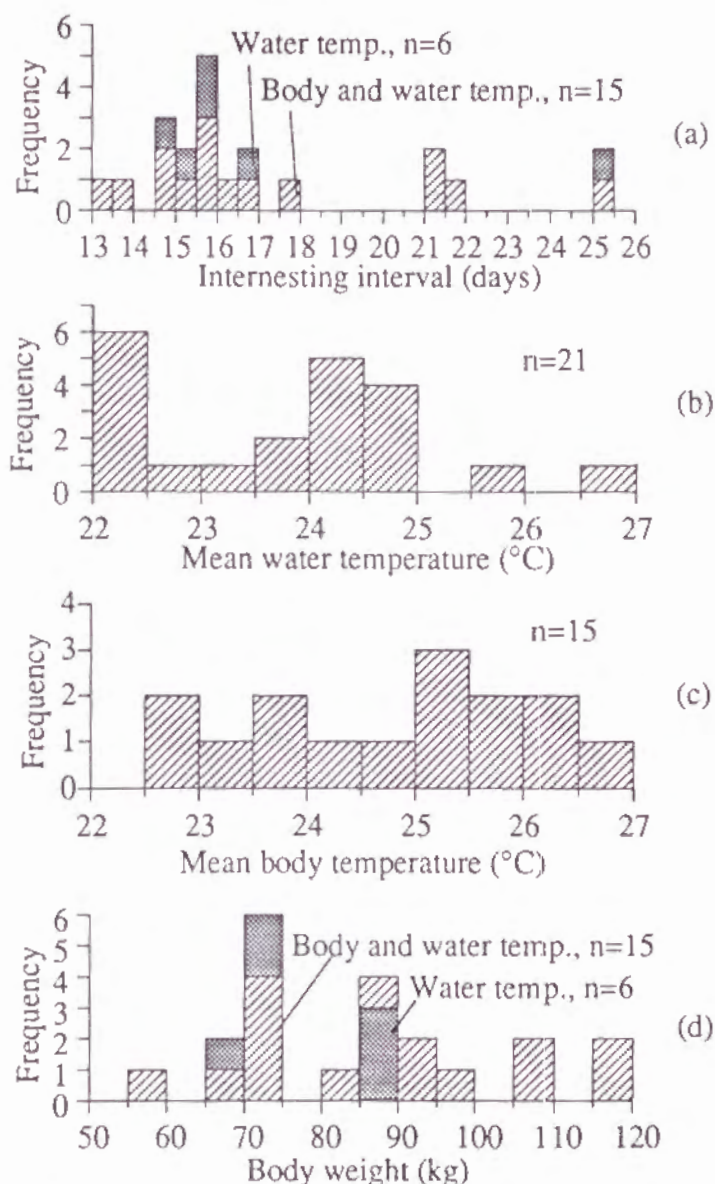


Fig. 4-1. Frequency distribution of (a) internesting intervals, (b) mean ambient water temperatures during internesting periods, (c) mean body temperatures during internesting periods and (d) body weights of the turtles



#### 4-2) 結果

アカウミガメの産卵と産卵の間の水温記録を21頭より得た。そのうちの15頭からは、体温記録も得ている。これら21ないし15頭の記録を4章の解析に用いた。個体毎の産卵間隔は、千里浜で産卵を終えて海に帰った日時から、再上陸した日時までの長さを日数で表す。再上陸して産卵に失敗した個体でも、その個体の体内では産卵準備が出来ていたと見なして、前回の帰海日時から再上陸日時までを産卵間隔とした。個体から得られた深度記録や体温記録において、千里浜に再上陸し発見される以前に上陸した様子が表れている場合、記録による再上陸日時までを産卵間隔とした。

記録計による温度記録が得られた個体の、産卵間隔のヒストグラムをFig. 4-1aに示す。産卵間隔は平均 17.2 日 (標準偏差 3.5 日,  $n=21$ , 範囲 13.0 - 25.1 日) であった。記録が得られた個体毎に、全期間の平均水温を算出した。各個体の平均経験水温のヒストグラムを Fig. 4-1b に示す。各個体の平均経験水温の平均値は  $23.7^{\circ}\text{C}$  (標準偏差  $1.3^{\circ}\text{C}$ ,  $n=21$ , 範囲  $22.0 - 26.6^{\circ}\text{C}$ ) であった。個体毎の平均体温や、体重のヒストグラムも Fig. 4-1c と Fig. 4-1d に示す。個体毎の平均体温の平均は  $24.7^{\circ}\text{C}$  (標準偏差  $1.3^{\circ}\text{C}$ ,  $n=15$ , 範囲  $22.8 - 26.9^{\circ}\text{C}$ )、体重の平均値は  $84.9\text{kg}$  (標準偏差  $17.3\text{kg}$ ,  $n=21$ , 範囲  $56.8 - 118.0\text{kg}$ ) であった。ヒストグラムを見ると、いずれも正規分布から外れているので、第4章における検定にはノンパラメトリックな方法を用いた。回帰式を求めたり、偏相関を求めたりもしたが、検定は行わなかった。

個体毎の平均水温と産卵間隔の関係をFig. 4-2aに示す。平均水温と産卵間隔の間には、有為な負の相関があった ( $P<0.01$ ,  $n=21$ , Spearman 順位相関  $-0.693$ )。水温と産卵間隔の間に有効積算温度の法則が成り立っていると仮定して、回帰式を求めたところ、以下の式が得られた。

$$I=128.8/(T_w-16.1)$$

ここで、 $I$ は産卵間隔、 $T_w$ は平均水温を示す。回帰式による予測値と、実測値との間の相関係数は  $0.785$  ( $n=21$ )、体温も同時に得られている15個体の記録のみを用いた場合、

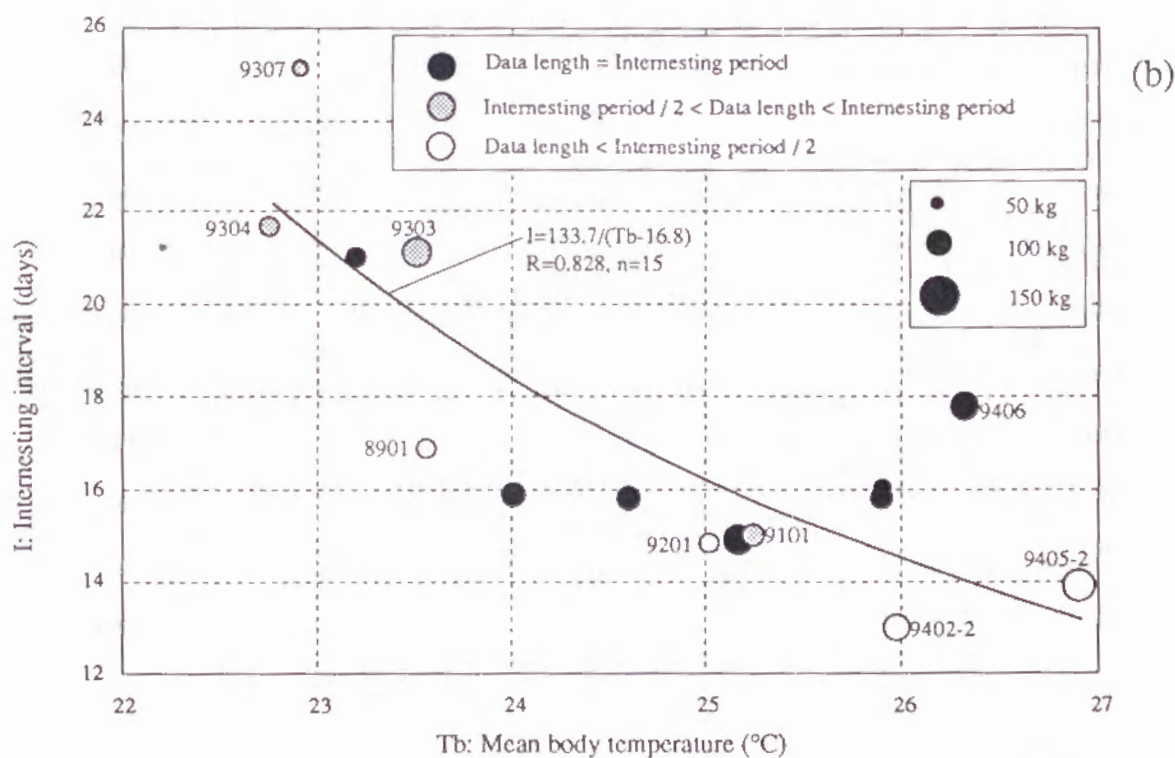
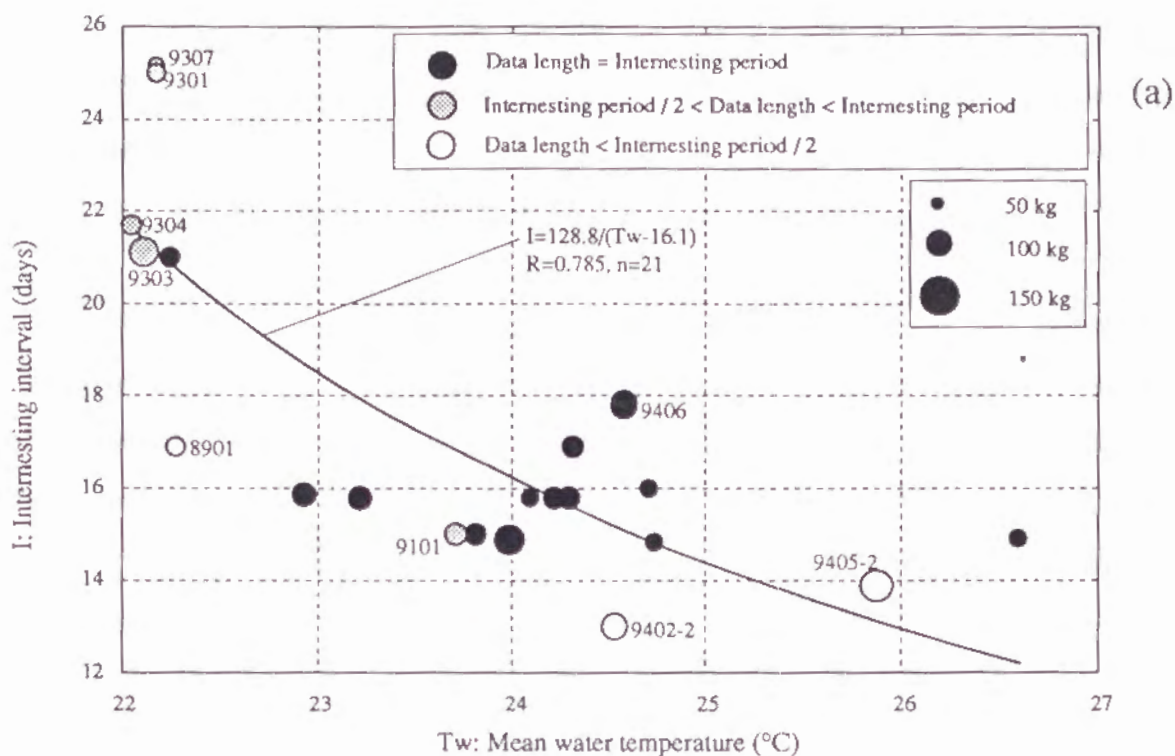


Fig. 4-2. Scatter-graphs showing the relationships between interesting interval and (a) mean ambient water temperature or (b) mean body temperature in data obtained loggerhead turtles nested on the Senri-coast in Wakayama Prefecture, Japan. Numbers beside the circles are same turtle no. in Table 1-5

相関係数は 0.790 (n=15) であった。

しかし、Fig. 4-2a を見ると、同じ水温を経験していても、個体によって産卵間隔には変異があることがわかる。例えば、平均水温 22.2℃前後であった個体は、6 個体ほどいたが、産卵間隔は 17 日から 25 日まで大きく異なっている。

平均体温と産卵間隔の関係を Fig. 4-2b に示す。両者には有為な負の相関が見られた (P<0.01, n=15, Spearman 順位相関 -0.713)。ここでも有効積算温度の法則に従うという仮定の下で以下の回帰式を求めた。

$$I=133.7/ (Tb-16.8)$$

ここで、I は産卵間隔、Tb は平均体温を示す。回帰式による予測値と実測値との間の相関係数は 0.828 (n=15) となり、同じ 15 個体から求めた産卵間隔と水温との間の値 0.790 よりも高い値となった。

第 1 章と第 2 章において、水温と体温との間には強い正の相関が見られることがわかっていて、ここで、産卵間隔と水温、あるいは産卵間隔と体温の間のどちらにおいても、有為な負の相関が見られたが、それらの負の相関のうちのどちらかは、水温と体温の間に強い相関があることに起因する見せかけの相関である可能性がある。そこで、産卵間隔・水温・体温・体重の間で偏順位相関を求め、結果を Table 4-1 に示す。産卵間隔を左右している可能性がある、体温・水温・体重の間で、偏相関の値を比較してみると、産卵間隔と体温との間で最も強い負の相関が見られ、水温や体重との負の値ははさほど

Table 4-1. Partial correlation coefficients among internesting period, mean body temperature, mean water temperature and body weight for 15 turtles in Senri-coast, Wakayama Prefecture, Japan

	Interesting interval	Mean body temperature	Mean water temperature	Body weight
Interesting interval		-0.253	-0.055	-0.080
Mean body temperature			0.902	0.415
Mean water temperature				-0.297



強くないことがわかった。

体温と水温、あるいは体温と体重との間の偏相関は、共に大きな値となった (Table 4-1)。水温と体温との間に強い正の相関が見られることや、体が大きな個体ほど水温が同じでも体温を高く保てることがわかっている (第1章・第3章)。この偏相関による結果は、それらの結果と一致している。それ以外にわかったこととしては、水温と体重の間の偏相関が負の値をとり、絶対値としてはTable 4-1の中で3番目に大きかったことが挙げられる。

#### 4-3) 考察

水温と産卵間隔、あるいは体温と産卵間隔の間には、有為な負の相関が見られたことから、アカウミガメにとって、温度環境の違いは、産卵間隔を左右するという意味で重要であると思われる。温度と産卵間隔の関係が、有効積算温度一定の法則に従っていると仮定して、回帰式を求めたところ、回帰式による予測値と実測値の相関係数は、体温と産卵間隔の方が、水温と産卵間隔との間の相関係数よりも大きな値となった。このことより、産卵間隔に対する影響力は、水温より体温の方が大きいと思われる。Fig. 4-2を見ると、同じ水温を経験していても、産卵間隔が大きく異なる場合があり、体温と産卵間隔の関係の方が、有効積算温度一定の法則に良く当てはまっているように見える。偏相関をとってみた結果からも、産卵間隔との負の相関が最も強かったのは体温であって、産卵間隔と水温との偏相関は0に近い値となった (Table 4-1)。偏相関を求めることは、体温や体重が同じ個体間で、水温と産卵間隔の関係を見ている事になる。水温と産卵間隔の偏相関がさほど大きくないことは、水温が異なっても、体温が同じであれば産卵間隔は変わらないということを意味している。アカウミガメの産卵間隔は、その間の体温がどれくらいに保たれていたかで決まり、産卵間隔と体温との間には、有効積算温度一定の法則が成り立っていると考えられる。Mrosovsky (1980) は、オサガメの産卵間隔が約10日と、他のウミガメに比べて特に短いことから、オサガメの体温が他のウミガメより高く保たれているのではないかと推察し、産卵間隔を左右する要因として、体温が重要であるのかもしれないと予想した。本研究によって得られた結果は、Mrosovsky の推察を支持するものであった。

Fig. 4-2bにおいて、積算温度一定の法則に従うという仮定の下で求めた回帰曲線から、ずれる点がある。この要因について考察する。Fig. 4-2bにおいて、No. 8901, No. 9201, No. 9402-2, No. 9405-2の4個体の点が、温度記録の長さが産卵間隔の半分以下であるために白丸で表されている。このうち No. 9201, No. 9402-2, No. 9405-2の3個体については、同じ年の他の個体の温度記録を見ると、いずれも産卵と産卵の間の期間中は、後になるほど水温は上昇している。したがって、これらの個体の温度記録が、もし全期間得られていたら、平均水温や平均体温はさらに高い値になったと思われる。すなわち、これらの個体の実際の平均体温は、図中の白丸よりも高かったと思われ、Fig. 4-2bにおいて白丸は、右にいくらかずれてプロットされ、実際は回帰曲線により近づくとと思われる。

Fig. 4-2bでは No. 9101, No. 9303, No. 9304, No. 9307の4個体の点が、温度記録の長さが半分以上はあるものの、産卵間隔よりいくらか短いために、灰色の丸で表されている。このうち No. 9303, No. 9304, No. 9307の3個体の水温・体温・深度記録は、記録計の記憶容量が足りないために、再上陸前の数日間の記録が得られていない。したがって、これら4個体については、千里浜に上陸してくる前日や前々日に、千里浜以外に上陸し産卵に失敗した可能性があり、産卵間隔は1ないし2日ほど短い可能性がある。これらの点は実際にはもっと下に位置し、回帰曲線と良く当たっているのかもしれない。No. 9101については、深度記録が全期間得られており、産卵間隔が15日より短くないことを確認してあるので、点が下にずれることはない。Fig. 4-2aにおいてNo. 9406の点が、平均体温が $26.3^{\circ}\text{C}$ と高かったにもかかわらず産卵間隔が17.8日と長く、回帰曲線から大きくはずれている。この個体の点がはずれた原因については、現時点では良くわからない。潜水行動を見ると、他の個体と比べてとりわけ鉛直移動が激しい様子が表れているので、例外的に何らかのストレスが加わり、産卵間隔が延びた可能性も考えられる。

アカウミガメの産卵間隔は、体温によって大きく左右されることがわかった。アカウミガメがもし産卵間隔を短くしたいならば、体温を高める必要がある。アカウミガメの個体内 (Fig. 1-6, Table 2-1) においても、個体間 (Table 4-1) においても、体温は水温と強い正の相関があることがわかっている。体温を高めるための方法として、経験水温を上昇させる方法がまず考えられる。体温を水温より高く保つ能力は、体の小さい個体は

ど劣るので、体温を上昇させるために経験水温を高める必要性は、小さな個体ほど高いであろう。体の大きさと個体毎の平均水温との間の偏相関は、負の値となった (Table 4-1)。これは、体が小さく体温を水温より高く保つ能力に劣る個体が、より高い水温を選択していた事を意味するのではないだろうか。経験水温を高める方法としては、水温の高い海域に水平移動する方法と、水温の高い水面方向に鉛直移動する方法が考えられるが、現時点ではこのような行動的体温調節を検証するにはいたっていない。

アカウミガメの体温は、体の大きさによって決まってくることが、第3章までで明らかになっている。すなわち体が大きい個体の方が、より大きな温度差を保つことが出来るために (Fig. 1-7)、水温が同じであった場合、体が大きい個体の方が体温は高くなる。産卵間隔は体温で決まっていると思われるので、経験する水温が同じであれば、体の大きな個体の方が体温を高く保つことが出来、産卵間隔は短くなる傾向があると予想出来る。Fig. 4-2aにおいて、それぞれの点は個体の体重に比例した大きさに描かれている。回帰曲線の上にずれる点は小さく、下にずれる点は大きい傾向があるように見える。産卵間隔と水温と体重の間で偏相関をとって見たところ、体重と産卵間隔の偏相関は  $-0.357$  ( $n=21$ ) となった。アカウミガメにとって体が大きいことは、体温をより高く保つことになり、産卵間隔を短くする事につながる可能性がある。

#### 4-4) 第4章のまとめ

アカウミガメの産卵期間は、その間の体温に左右される事がわかった。体温が高いほど産卵間隔は短く、体温が低いほど産卵間隔は長くなり、両者は有効積算温度一定の法則に従っていた。アカウミガメには、体温をより高くする2つの手段があるように思われる。1つは大きな体を持つことで、もう1つは暖かい水温を経験することである。体が小さく、体温を高く保つ能力に劣る個体は、水平移動あるいは鉛直移動等、何らかの手段によって、産卵と産卵の間の経験水温を高めていた可能性がある。アカウミガメにとって体温を水温より高く保ち、その温度差をより大きくすることは、産卵間隔をより短くするのに有効であることがわかった。



## 第5章 研究結果に対する考察

### 5-1) 本研究の目的と結果

本研究の目的の一つは、海を回遊するアカウミガメがどのような水温変動を経験し、その際の体温がどのようなものであるのか、その特徴をとらえることにあった。そのために小型の記録計を個体に装着し、一定期間後に回収することによってアカウミガメの体温・水温・光の強さ・深度の記録を得る手法を開発・改良してきた。アカウミガメが1シーズンの産卵を、複数回同じ砂浜で行うという特徴を利用して、記録計の回収を行い、回収率70%を達成することが出来た。

得られた記録より、産卵と産卵の間の約17日間を海で過ごすアカウミガメの体温は、水温と有為な正の相関を持つものの、水温よりも平均して0.7から1.7℃高く保たれていたことがわかった。大きな個体ほど、大きな温度差を持つ傾向があった。アカウミガメが時々行う鉛直移動によって、水温は一時的に2℃以上上昇したり下降したりした。しかし、そのような時間スケールの短い90分以内の水温変動に対しては、体温は影響されることなく一定に保たれていた。一方、時間スケールの長い数時間以上にわたる水温変動に対しては、変動の幅は小さくなるものの、体温は同様な追従を示した。その際、体温変動は水温変動に対して2・3時間の遅れ時間を持つことがわかった。

陸生の爬虫類では、一般に体温を上昇させるのに、太陽放射エネルギーが重要な役割を果たすといわれている。ウミガメの体温に太陽放射エネルギーが及ぼす影響については、大きな影響を持つという意見と、ほとんど影響を持たないという意見とに分かれていた。産卵期のアカウミガメの、体温に及ぼす太陽放射の影響について調べることも、本研究の目的であった。海域実験で得た体温・水温・光の強さの記録を解析した。その結果、太陽放射エネルギーは、体温を高めることに直接貢献していないことがわかった。体内における代謝によって生み出される熱によって、体温は水温よりも高く保たれていたと思われる。アカウミガメの深度記録を見るかぎり、陸生の爬虫類が行っているような、太陽放射エネルギーを積極的に吸収しようとする行動は見られなかった。

アカウミガメの体温の決定機構を調べる目的で、体の大きさ・熱拡散率・発熱速度をパラメータに持つ、非平衡の熱伝導モデルを用いた数値実験を行った。その結果、海域

実験によって得た記録に見られた水温と体温の関係を、熱拡散率や発熱速度が一定の物体における、中心部と表面部の間の熱伝導現象として説明することが出来た。海域実験に見られた程度の体温と水温の温度差は、爬虫類の休止代謝とほぼ同程度の発熱速度によって達成出来たと思われる。一方、上陸して一連の産卵行動を行っている間のアカウミガメの体温は、100分間で3℃ほどの速度で急激に上昇していた。この体温上昇は、水中にいる時の10倍以上の発熱速度によってもたらされたと計算された。水中にいる間のアカウミガメが持っていたある程度の恒温性は、熱拡散率や発熱速度を変えるといった、生理的体温調節を行わなくても達成可能で、恒温性獲得には体の大きさが大きな役割を果たしていると思われる。

温度がアカウミガメの生活に対して及ぼす影響を知るために、水温や体温が産卵間隔に及ぼす影響を調べた。産卵間隔は水温ではなく、体温によって左右されることがわかった。すなわち、経験する水温が高く、体温が高い個体の産卵間隔は短くなり、水温が同じ場合は、体が大きく体温をより高く保てる個体の方が、産卵間隔は短くなった。アカウミガメにとって体温をより高く保つことは、産卵間隔をより短くするという意味があると思われる。

## 5-2) 本研究の特色

海域におけるアカウミガメの体温の実態を、長期間にわたって連続的に直接測定した点が、本研究の最大の特色である。アカウミガメは、体が大きいために、ある程度の恒温性を持ち、爬虫類としてはごく普通の発熱速度によって、体温を水温より高く保ていられたというのが、本研究の重要な結果の一つである。これに関連して、体の大きな動物は体の熱容量が大きく、非常に体の大きな爬虫類例えば(恐竜)は、そのことによってかなりの恒温性を持っていたであろう、との予測は Spotila et al. (1973) によってすでになされている。彼らは、アリゲーター類などの現世爬虫類を用いた室内実験結果をもとに、熱伝導モデルによってさまざまな仮想数値実験を行い、極端に体が大きい場合、すなわち恐竜の体温について、予想される特徴を報告した。本研究結果は、恐竜ほどは大きくないものの、現世の中では大型水生爬虫類であるアカウミガメについて、彼らの予測を支持するものとなった。しかし、本研究の特徴は、単に彼らの研究の裏付けにと

どまるわけではない。彼らの場合は、対象動物が恐竜ということもあって、モデルを用いて予測を行うことに研究の主眼があったが、本研究では実際に海域で測定した体温や温度の記録に対して、モデルを用いて定量的な解析を行った点に最大の特徴がある。その結果、アカウミガメの経験した水温と体温の関係を、熱拡散率や発熱速度が一定の物体における、中心部と表面部との間の熱伝導現象として説明することが出来た。今回説明出来たのは、産卵期に限定したアカウミガメ成体雌の、経験水温に対応した体温決定機構である。今後、他の時期や未成熟個体、あるいは他の種類のウミガメに対して、同様の研究を進めていくことによって、今回用いたモデルでは説明出来ない部分が生じてくると思われる。そのような時、モデルとうまく合わない部分を認識し、合わない理由を解明していくことが重要であろう。

本研究では、アカウミガメの発熱速度が、爬虫類の休止代謝速度とほぼ同程度でありながら、単に体が大きいというだけで、体温を水温よりも0.7から1.7℃高く、ある程度恒温に保つことが出来た、ということが明らかとなった。普通、動物の体温調節についてなされる研究では、その動物がいかに苦勞して体温調節を行い、恒温性を獲得しているか、といったことが得られる知見のハイライトとして報告される。たとえば、大型魚類のメバチは冷たい水から水温躍層より上の暖かいところへ浮上し、同時に体の熱伝導率を2桁も上げて熱を伝わりやすくし、体温を急激に上昇させる。その後水温躍層より下の冷たいところに戻る際には、熱伝導率を下げた放熱を防ぐ (Holland 1992)、といった生理的体温調節と行動的体温調節を組み合わせた、非常に積極的な体温調節を行っていることが報告されている。このような積極的な体温調節機構は理解しやすく、一般に体温調節という際にはこのようなものをイメージしがちである。一方、今回アカウミガメで見られたような、単に体が大きいだけで、アカウミガメは体温をいくらか高く保ち、いくらかの恒温性を獲得出来た、といった形の体温調節は、イメージし難く、人によってはそれは体温調節ではないというかもしれない。

しかし、間違いなくアカウミガメの体温は水温より高く、変動幅は水温変動より小さく抑えられ、体温が高いほど産卵間隔は短縮されていたのである。そもそも、High cost, High benefit 戦略の哺乳類・鳥類に対して、得られる利益が小さい代わりに、投資も少なくすませるのが爬虫類のやり方であろう。得られる恒温性は前者に劣るかもしれないが、



生理的体温調節に費やすエネルギーも低く抑えられているわけで、きわめて爬虫類らしいやり方であるように思う。仮に、アカウミガメが鳥類や哺乳類のように発熱速度を高めることで体温を高く維持するというやり方を採用していたとすると、体内に蓄えられたエネルギーで2・3週間もの代謝をまかなうことは不可能であろう。代謝速度の小さな爬虫類だからこそ、体内に蓄えられたエネルギーを用いて代謝をまかなうことが可能なのである。摂餌しないことで空いた体内の容積を卵にまわすことで、より多くの卵を産む、といった戦略を採用しているのがアカウミガメであるように思う。・

哺乳類である我々人間から見ると、爬虫類がより効率よく太陽放射エネルギーを吸収するために、こまめに体の向きを変えたりするといったことこそ体温調節であると思いがちであるが、そのような積極的体温調節のみに目を奪われていると、爬虫類の本質を見誤る危険性がある。第4章において、体温維持能力に劣る体の小さなアカウミガメが、期間中の経験水温平均値を上昇させるために、暖かい水温を求めて深度を調節、あるいは水平移動を行っていた可能性を示唆した。これについてはまだ検証されていないが、もしあるとするならば、いかにも爬虫類的な行動体温調節であろう。

### 5-3) 残された課題と今後の研究方向

すでに述べたとおり、本研究は産卵期のアカウミガメ成体雌の、体温決定機構を明らかにすることを目的として進められてきた。今後の課題としては、産卵期以外・孵化幼体から亜成体にかけて・雄・他の種のウミガメ・他の動物との比較研究が挙げられるだろう。それらについても温度記録を得て、同様のモデルを用いた解析を行うことによって、うまく説明出来る部分、出来ない部分が浮き彫りとなり、それぞれの特徴がつかめられると思われる。

動物間の比較研究を行うためには、動物毎にデータ獲得手法を開発していくことが必要となってくる。産卵期のアカウミガメについては、同じ砂浜で複数回の産卵を行うという性質を利用して、記録計を回収することが出来たが、そのような性質を持たない時期や他の動物については、個々に手法を開発して行かねばならない。記録計の改良や量産化によって解決出来る部分もあるだろう。たとえば本研究を行った千里浜においては、1シーズンの産卵を終えたアカウミガメのうち、2年後に千里浜に再上陸してくる個体が

15% 前後見られた。したがって、2 年分のデータ容量を持つ、あるいは記録が2 年間消えずに残っている記録計を、数多くの個体に装着することによって、産卵期以外の記録を得ることは可能であろう。人工衛星を中継点として、個体に付けた電波発信機が発信した電波を、陸上で受信することによって、位置情報や潜水深度記録を得る、といった手法もオサガメに用いられ、記録が得られるようになりつつある (Keinath and Musick 1993)。これら以外にもさまざまな手法が開発され、いろいろな動物から海にいる間の記録が得られるようになると、動物間比較が可能となり研究は飛躍的な発展を示すと思われる。

また、現在ある温度・照度・深度以外の新しい項目を、測定し記録出来る装置の開発も必要であろう。本研究においてはアカウミガメの深度記録を、積極的な日光浴行動をしているか否か、という観点から解析した。しかし、深度記録の時系列図を見ると、アカウミガメが非常に複雑で興味深い潜水行動、たとえば数十分間で50m以上潜ってすぐ浮上するくさび型の潜水や、くさび型の潜水に引き続いて1分間で数cmほどの速度で緩やかに浮上する潜水など、を行っていることがわかる。これらの潜水行動を行う意味やメリットについては、現時点では良くわからない。これらの潜水行動の意味を探るためにも、さまざまな測定項目を記録出来る装置の開発が熱望される。

## 謝辞

本研究を進め論文をまとめるに当たり、懇切な御指導と校閲の労をいただいた京都大学農学部教授坂本 亘先生に心からの感謝の意を表します。

研究の過程において、多くの有益な助言と御協力をいただいた国立極地研究所教授内藤靖彦博士、京都大学農学部助教授藤原建紀博士に感謝します。

海域調査の際に、貴重な情報と御協力をいただいた和歌山県南部町ウミガメ研究班後藤 清氏、実験許可をいただいた南部町教育委員会、長期間の海域実験期間中に宿泊等の便宜をはかって下さいました南部町千里治勝会の皆様に厚くお礼申し上げます。

研究を進めていく際に、ウミガメに関する広範囲にわたる助言と御援助をいただいた京都大学大学院人間・環境学研究科亀崎直樹氏、海域実験に先立つ予備実験の便宜をはかっていただき惜しめない御協力をいただいた小笠原海洋センター副館長菅沼弘行氏と小笠原海洋センターのスタッフの皆様、心より感謝いたします。

1989年の野外実験の際、御協力いただいた名古屋港水族館の内田 至博士と呉羽和男氏、室内実験の度に惜しめない協力をいただいた南知多ビーチランド黒柳賢治氏とスタッフの皆様、1992年の室内実験の際に御協力いただいた京都大学理学部附属瀬戸臨海実験所の荒賀忠一先生と田名瀬英朋先生、照度の換算実験の際に、助言と御協力をいただいた近畿大学農学部水産学科の津田良平先生、田中祐志先生ならびに谷口 悟氏、海域実験に先立つ予備実験及び室内実験の際に、御協力いただいた京都大学農学部付属水産実験所青海忠久博士と上野正博博士をはじめとするスタッフの皆様、実験個体入手に御協力いただいた関西総合環境センターの小牧博信氏に心からお礼申し上げます。

本研究を始める際に御教授いただき、ウミガメに関する古文書の解説をしていただいた京都大学名誉教授川合英夫先生に感謝いたします。

さらに、本研究のとりまとめに際し、原稿の校閲をいただいた京都大学農学部教授中原紘之博士、同教授田中 克博士に厚くお礼申し上げます。

本研究を進める過程で行ってきた実験の際に、内外の非常に多くの方々の御協力をいただきました。特に、京都大学ウミガメ調査隊の松沢慶将氏、田中秀二氏、南川真吾氏、坂東武治氏、及び栗原健夫氏、花岡平氏、西井啓典氏、園田 慎氏をはじめとする京都大



学農学部水産学教室の皆様には、海域実験の際に多大な御協力をいただき、また有益な助言もいただきました。ここに心からの感謝の意を表します。

## 文献

- Bleakney, J. S. (1965) Reports of marine turtles from New England and eastern Canada. Can. Field. Nat., 79, 20-128.
- Boyer, D. R. (1965) Ecology of the basking habit in turtles. Ecology, 46, 99-118.
- Calder, W. A. (1984) Size, function, and life history. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 431pp.
- Carr, A. (1967) Adaptive aspects of the scheduled travel of *Chelonia*. In : Storm, R. M. (ed) Animal orientation and navigation. Oregon State University Press, Corvallis, 35pp.
- Carr, A., Goodman, D. (1970) Ecologic implications of size and growth in *Chelonia*. Copeia, 1970 (4) , 783-786.
- Dodd, C. K. (1988) Synopsis of the biological data on the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* (Linnaeus 1758) . U.S. Fish Wildl Serv, Biol Rep 88 (14) , 110pp.
- Eckert, S. A., Nellis, D. W., Eckert, K. L., Kooyman, G. L. (1986) Diving patterns of two leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) during internesting intervals at Sandy point, St. Crox, U.S. Virgin Islands. Herpetologica, 42 (3) , 381-388.
- Eckert, S. A., Eckert, K. L., Ponganis, P., Kooyman, G. L. (1989) Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) . Can. J. Zool., 67, 2834-2840.
- Ernst, C. H. (1972) Temperature-activity relationships in the painted turtle, *Chrysemys picta*. Copeia, 1972 (2) , 217-222.
- Frair, W., Ackman, R. G., Mrosovsky, N. (1972) Body temperature of *Dermochelys coriacea* : warm turtle from cold water. Science, 177, 791-793.
- Greer, A. E., Lazell, J. D., Wright, R. M. (1973) Anatomical evidence for a counter-current heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) . Nature, 244, 181
- Hart, J. S. (1951) Calorimetric determination of average body temperature of small mammals and its variation with environmental conditions. Can. J. Zool., 29, 224-233.
- Heath, M. E., McGinnis, S. M. (1980) Body temperature and heat transfer in the green sea turtle, *Chelonia mydas*. Copeia, 1980 (4) , 767-773.

- Holland, K. N., Brill, R. W., Chang, R. K. C., Sibert, J. R., Fournier, D. A. (1992) Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Nature*, 358, 410-412.
- Hughes, G. R. (1974) The sea turtles of South-East Africa. II The biology of the Tongaland loggerhead turtle *Caretta caretta* L. with comments on the leatherback turtle *Dermochelys coriacea* L. and the green turtle *Chelonia mydas* L. in the study region. South African Association for Marine Biological Research, Durban, 96pp.
- Hughes, G. R., Brent, B. (1972) The marine turtles of Tongaland, 7. The Lammergeyer, 17, 40-62.
- Iwamoto, T., Ishii, M., Nakashima, Y., Takeshita, H., Itoh, A. (1985) Nesting cycles and migrations of the loggerhead sea turtle in Miyazaki, Japan. *Jpn. J. Ecol.*, 35, 505-511.
- Kamezaki, N. (1987) The nesting of the sea turtles in the Yaeyama Group. *In* : Yaeyama Bunka Ronsou, Ishigaki, 367-389.
- Kamezaki, N. (1991) A Preliminary report on the distribution of nesting sites of sea turtles in the Ryukyu archipelago, and their evaluation. *Biol. Mag. Okinawa.*, 29, 29-35.
- Keinath, J. A., Musick, J. A. (1993) Movements and diving behavior of a leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*. *Copeia*, 1993 (4), 1010-1017.
- 栗原健夫, 大牟田一美 (1994) 屋久島におけるアカウミガメ産卵間隔の時間変動について. 亀崎直樹, 薮田慎司, 菅沼弘行 (監修), 日本ウミガメ協議会発行, 日本のウミガメの産卵地, 31-34
- LeBuff, C. R. (1990) The loggerhead turtle in the Eastern Gulf of Mexico. *Caretta Research, Inc.*, Sanibel, Florida, 216pp.
- Meienberger, C., Wallis, I. R., Nagy, K. A. (1993) Food intake rate and body mass influence transit time and digestibility in the desert tortoise (*Xerobates agassizii*). *Physiological Zoology*, 66 (5), 847-862.
- Mrosovsky, N., Pritchard, P. C. (1971) Body temperatures of *Dermochelys coriacea* and other sea turtles. *Copeia*, 1971 (4), 624-631.
- Mrosovsky, N. (1980) Thermal biology of sea turtles. *Amer. Zool.*, 20, 531-547.



- Muchlinski, A. E., Hogan, J. M., Stoutenburgh, R. J. (1990) Body temperature regulation in a desert lizard, *Sauromalus obesus*, under undisturbed field conditions. *Comparative Biochemistry and Physiology a Comparative Physiology*, 95 (4) , 579-584.
- 中島義人, 中村 豊 (1994) 宮崎のアカウミガメ (*Caretta caretta*) の標識調査について, 亀崎直樹, 薮田慎司, 菅沼弘行 (監修), 日本ウミガメ協議会発行, 日本のウミガメの産卵地, 45-50
- Naito, Y., Sakamoto, W., Uchida, I., Kureha, K., Ebisawa, T. (1990) Estimation of migration route of the loggerhead turtle *Caretta caretta* around the nesting ground. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56 (2) , 255-262.
- National Research Council (1990) Decline of the sea turtles. National Academy Press, Washington, D.C., 259pp.
- Nishimura, S. (1964) Considerations on the migration of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea* (L.) , in the Japanese and adjacent waters. *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, 12, 177-189.
- Nishimura, S. (1967) The loggerhead turtles in Japan and neighboring waters (Testudinata : Cheloniidae) . *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, 15 (1) , 19-35.
- Nishimura, W., Nakahigashi, S. (1990) Incidental capture of sea turtles by Japanese research and training vessels : results of a questionnaire. *Marine Turtle Newsletter*, 51, 1-4
- 西村和一郎, 中東 覚 (1992) 東シナ海におけるアカウミガメ (*Caretta caretta*) の分布. うみがめニュースレター , 12, 3-7.
- 西村和一郎, 大牟田一美 (1993) 屋久島におけるアカウミガメの産卵間隔等についての知見. うみがめニュースレター , 17, 4-10.
- 小寺応齊 (1796) 七嶋日記, 文政七年版 (1824)
- Paladino, F. V., O'Connor, M. P., Spotila, J. R. (1990) Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature*, 344, 858-860.
- Prange, H. D., Jackson, D. C. (1976) Ventilation, gas exchange and metabolic scaling of a sea turtle. *Respiration Physiology*, 27, 369-377.
- Pritchard, P. C. H., Trebbau, P. (1984) The turtles of Venezuela. Society for the study of amphibians

and reptiles, 403pp

- Sakamoto, W., Naito, Y., Uchida, I., Kureha, K. (1990a) Circadian rhythm on diving motion of the loggerhead turtle *Caretta caretta* during inter-nesting and its fluctuations induced by the oceanic environmental events. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56 (2) , 263-272.
- Sakamoto, W., Uchida, I., Naito, Y., Kureha, K., Tsujimura, M., Sato, K. (1990b) Deep diving behavior of the loggerhead turtle near the frontal zone. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56 (9) , 1435-1443.
- Sakamoto, W., Sato, K., Tanaka, H., Naito, Y. (1993) Diving patterns and swimming environment of two loggerhead turtles during internesting. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59 (7) , 1129-1137.
- Sapsford, C. W., Hughes, G. R. (1978) Body temperature of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* and the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* during nesting. *Zoologica Africana*, 13 (1) , 63-69.
- Sapsford, C. W., van der Riet, M. (1979) Uptake of solar radiation by the sea turtle, *Caretta caretta*, during voluntary surface basking. *Comp. Biochem. Physiol.* 63 (1) , 471-474.
- Sato, K., Sakamoto, W., Matsuzawa, Y., Tanaka, H., Naito, Y. (1994) Correlation between stomach temperatures and ambient water temperatures in free-ranging loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Marine Biology*, 118, 343-351.
- Schmidt-Nielsen, K. (1990) *Animal physiology : adaptation and environment*. 4th edn. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney, 602pp.
- Smith, E. N., Long, N. C., Wood, J. (1986) Thermoregulation and evaporative water loss of green sea turtles, *Chelonia mydas*. *Journal of Herpetology*, 20 (3) , 325-332.
- Standora, E. A., Spotila, J. R., Foley, R. E. (1982) Regional endothermy in the sea turtle, *Chelonia mydas*. *J. Therm. Biol.* 7, 159-165.
- Spotila, J. R., Lommen, P. W., Bakken, G. S., Gates, D. M. (1973) Mathematical model for body temperatures of large reptiles : implications for dinosaur ecology. *The American Naturalist*, 107 (955) , 391-404.
- Uchida, I., Nishiwaki, M. (1982) Sea turtles in the waters adjacent to Japan. *In* : Bjorndal (ed)

Biology and conservation of sea turtle. Smithsonian Inst. Press, 317-319.

内田 至 (1981) アカウミガメ. 採集と飼育 43 (9) , 472-476.

内田 至 (1994) 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料 (I) , 分冊 IV. 両性・爬虫類 3. アカウミガメ , 492-506

Wetherall, J. A., Balazs, G. H., Tokunaga, R. A., Yong, M. Y. Y. (1993) Bycatch of marine turtles in north Pacific high-seas driftnet fisheries and impacts on the stocks. Bulletin 53 (III) -North Pacific Commission, 519-538. .

Yano, K., Tanaka, S. (1991) Diurnal swimming patterns of loggerhead turtles during their breeding period as observed by ultrasonic telemetry. Nippon Suisan Gakkaishi, 57 (9) , 1669-1678.